

## Über die Entwicklung der Zunge von *Hynobius retardatus* Dunn\*

Von

FUSAO YAMASAKI

*Aus dem Anatomischen Institut  
der Medizinischen Hochschule zu Sapporo  
(Direktor Prof. Dr. S. WATANABE)*

### Einleitung

Die in Japan einheimischen Salamander haben frühzeitig die Aufmerksamkeit der Anatomen auf sich gezogen und über *Hynobius* sind Schädel und Hyobranchialskelett von R. WIEDERSHEIM<sup>1)</sup> (1877) und Kopfskelett und dessen Muskeln und Nerven von L. DRÜNER<sup>2)</sup> (1904) grundlegenden Untersuchungen zu Teil geworden.

Die Entwicklung von diesen Teilen wurden in Japan von T. TSUZAKI<sup>3)</sup> (1922) und anderen wiederholt in Angriff genommen.

Über die Ontogenie der Zunge von den Urodelen liegt aber überhaupt nur eine sehr kleine Anzahl von Arbeiten vor. E. KALLIUS<sup>4)</sup> (1901) gab die erste Mitteilung über die Entwicklung der Zunge bei den europäischen Salamandrinen. Über die Zungenentwicklung von japanischen Salamandern beschäftigten sich A. AHANE<sup>5, 6)</sup> mit *Hynobius lichenatus* (1941) und *Onychodactylus japonicus* (1941), A. MIYAO<sup>7)</sup> mit *Onychodactylus japonicus* (1949) und K. HOSOYA<sup>8)</sup> mit *Megalobatrachus maximus* (1932).

Ich beschäftigte mich seit einiger Zeit mit der Entwicklung des Kopfskelettes und dessen Weichteile von *Hynobius retardatus* Dunn. Während meines Studiums gelangte ich zu dem Erkenntnis, dass Befunde und deren Beurteilungen der japanischen Forscher mit denen von mir in manchen Punkten nicht in Einklang zu bringen waren. Besonders war dies im Bezug auf die Entwicklung der Zunge der Fall. Meine Vorgänger arbeiteten mit Serien von Larven, die gerade nicht die wichtigsten Stadien zu enthalten schienen, oder sie bedienten sich nicht einer zweckmässigen Technik u.s.w..

Ich konnte zum Glück mich mit genügendem Material für meine Arbeit verfügen und ich hoffe mir somit, dass meine Studie einen besseren Einblick als bis jetzt in einen der verwickelten Vorgänge in der Metamorphose von *Hynobius* liefern möge.

### Material und Methode

Mein Material von *Hynobius retardatus* Dunn wurde teils von dem Laich, der in der Umgebung von Sapporo vom Ende März bis Anfang April gesammelt war, aufgezogen, teils frei lebende Larven sind eingefangen.

Fixiert wurden sie in Bouin, Zenker und Formalin etc.. Grössere Larven und darüber wurden nach der Fixierung mit der 5% igen Salpetersäurelösung entkalkt.

Als Einbettung wurde Paraffin- Zelloidin- und Zelloidinparaffineinbettung angewandt.

\* Die Arbeit wurde von Prof. H. YAMASAKI angeregt.

Als Färbung wurde meist Haematoxylin (in Stück) und nachher Eosin angewandt. Andere Serien habe ich im HEIDENHAINschen Eisenalaunhaematoxylin gefärbt.

Die Tiere, die sich anscheinend im gleichen Stadium befinden, wurden immer in Quer-, Sagittal- und Horizontalserien zerlegt.

Das „Stadium“ der *Hynobius*larven zu bestimmen, gehört immer zu einer heiklen Sache. Nach Grösse, Grad der Entwicklung oder Reduktion der äusseren Merkmale kann man nie zur Aufstellung der Entwicklungsstufen kommen. Die individuellen Variationen und noch mehr die zeitlichen Verschiebungen unter dem gleichaltrigen Material sind zu gross.

Bisherige Untersucher haben ihre Materialien in Stadien geordnet, von jedem einen Vertreter gewählt und zeitraubende plastische Rekonstruktionen wurden ausgeführt.

Ich habe von der Aufstellung der „Stadien“ unter meinen Tieren Abstand genommen, ich habe dieser Arbeitsweise nicht gefolgt und mich bemüht mit der möglichsten Ausgleichung der individuellen und zeitlichen Verschiebungen.

Damit ich einen schnellen Überblick über die Verteilung der zeitlichen Entwicklungsverschiebungen von gegebenen Gruppen der Larven zu gewinnen, habe ich mir der aufgehellten Totalpräparaten bedient, von denen die Knorpelsubstanz durchgefärbt war.

Der grösste Gewinn dieser Methode ist die Zeit. Die beliebige Anzahl einer biologischen Gruppe von Tieren kann man in kurzer Zeit als Dauerpräparate fertigstellen.

Die Färbung dazu habe ich unter verschiedenen basischen Farben ausprobiert. Ich habe mit Methylenblau und Bismarkbraun gute Resultate erzielt.

### Befunde

#### a) *Entwicklung der primitiven Zunge*

Die Anlage der primitiven Zunge im Sinne von E. KALLIUS<sup>4)</sup> wird bei *Hynobius retardatus* erst bei den Larven über 10 mm Länge deutlich wahrgenommen. In diesem jüngsten Stadium ist die Mundhöhle noch nicht nach aussen geöffnet und Ento- und Ektoderm sind rostral noch vollständig verschmolzen.

Die Zunge zeigt in ihrer Gestalt durchweg jene allgemeine Form bei den Urodelenlarven, wie sie von KALLIUS als die primitive Zunge und früher von GEGENBAUR als der Zungenwulst bezeichnet wurde.

Innerhalb der primitiven Zunge haben die Anlagen des Hyobranchialskeletts zu bilden begonnen. Seine Bogenteile, entsprechend der quer breiten Form dieser Zunge, laden stark lateralwärts aus.

Die erste Kiemenspalte liegt nahe am vorderen Rande der Zunge und die beiderseitigen Spalten divergieren sehr stark von einander nach hinten.

Die Zellen der Larven in diesen Stadien enthalten noch reichliche Dotterkörner; der Mundhöhlenboden mitsamt der primitiven Zunge wird von sehr dotterreicher Entoderm-lage bedeckt.

Das Entoderm schickt an der Stelle, wo die primitive Zunge an ihrem vorderen Ende in den Mundhöhlenboden übergeht, die Anlage der Schilddrüse nach hinten aus. Dieser Befund, welcher eine allgemeine Gültigkeit besitzt bei der Entwicklung der Urodelenzunge, beweist somit unzweifelhaft, dass die Zungenanlage der Urodelen schon durch diese

Tatsache allein als ein aus zwei scharf zu trennenden Bestandteilen zusammengesetztes Gebilde betrachtet werden muss. Der eine Bestandteil muss rostral von dem Orte der Schilddrüsenentstehung liegen, und der andere kaudal von diesem. Spätere Entwicklung zeigt auch tatsächlich sehr schön diese sogenannten dualistischen Herkunft unserer Urodelenzunge.

Der Hauptteil der späteren definitiven Zunge entspricht genetisch der Stelle, die vor dem Entstehungsort der Schilddrüse liegt, also vor dem Foramen caecum der Zunge. Der andere Teil der definitiven Urodelenzunge, welcher eben der primitiven Zunge der jüngeren Larven entspricht, liegt kaudal von dem Orte der Schilddrüsenentwicklung und wird somit dem Zungenwurzel des späteren Organs entsprechen.

Bei 15 mm langer Larve ist die Zungenanlage stärker dorsal gewölbt und ihr rostrales Ende springt ein wenig frei von dem Mundboden nach vorn vor. Die Form der primitiven Zunge von *KALLIUS* ist nun vollendet.

Die von den Spinalnerven versorgten Muskeln von cervicalen Rectussystem zeigen sehr weit fortgeschrittene Differenzierung.

Der *M. geniohyoideus* zeigt auch einen nicht minder guten Grad der Entwicklung. Der *M. intermandibularis anterior*, ein dem *N. trigeminus* zugeschriebener rein larvaler Muskel, zeigt sich seiner Natur gemäss vollkommen ausdifferenziert in seinem histologischen Bau.

Die Schilddrüse hinterlässt median einige zersprengten Reste ihrer Anlage zwischen beiderseitigen *Mm. geniohyoidei* und der Hauptteil der Drüse bleibt nahe an der Kopula mit dreigeteiltem Ende.

Bei den 21 und 22 mm langen Larven wölbt die primitive Zunge weiter von dem Mundhöhlenboden empor und ihre vordere Spitze ragt immer freier rostral vor. Die Zunge wird zugleich immer schmaler mit dem weiteren Wachstum und die Kiemenspalten nehmen von einer mehr queren eine immer mehr schräge Stellung ein.

Indem die Spitze der Zunge sich vom Mundboden befreit, werden die beiden Seitenränder derselben ebenfalls frei. Das Epithel dieser freien Teile der Zunge ist einschichtig und ein Teil ihrer dorsalen Fläche ist auch von diesem einschichtigen Epithel überzogen.

Die mittlere Zone der dorsalen Zungenoberfläche wird von einem zweischichtigen Epithel bedeckt und man sieht hier ausser Becherzellen auch Sinnesknospen zerstreut liegen. Das Epithel des Mundhöhlenbodens vor der primitiven Zunge ist jetzt zweischichtig.

Auch in diesen Stadien sind die Reste der Schilddrüse von der Ecke zwischen der primitiven Zunge und dem Mundhöhlenboden bis kaudal an der dorsalen Seite des *M. geniohyoideus* stellenweise vorhanden: ein Rudiment von *Ductus thyreoglossus*.

Von den Muskeln ist besonders der *M. genioglossus*, der uns am meisten interessiert und jetzt auch besser ausgebildet ist.

Er ist der wichtigste Zungenmuskel, er hat aber mit der primitiven Zunge keine Beziehung und wird deshalb in nächster Stelle des Näheren zu behandeln sein.

In Querschnittserie von einer 22 mm l. Larve sieht man dorsal und lateral von dem gut differenzierten *M. geniohyoideus* eine sehr stark gefärbte Gewebspartie mit dicht gedrängten Zellkernen. Dies stellt die Anlage des *M. genioglossus*, sozusagen in statu

nascendi.

#### b) Das Auftreten des Drüsenfeldes

Bei 30 mm langen Larve (Fig. 1) wird die primitive Zunge noch mehr schmal und springt auch stärker nach vorn vor, sodass der hinter dem Unterkiefer gelegene, freie Mundhöhlenboden fast ganz von ihr verdeckt wird. Der rostrale Teil dieser freien Mundbodenpartie neigt ziemlich beträchtlich nach hinten ventral ab und hier zeigt ihre Schleimhaut eine kleine verdickte Stelle. Dies ist die erste Anlage des von KALLIUS<sup>4)</sup> zuerst so benannten Drüsenfeldes.

Unser Bild, welches den medianen Schnitt von 30 mm langen Larve darstellt, entspricht einem jüngeren Stadium als demjenigen von KALLIUS, welches er seiner Textfigur 1. von ca. 50 mm langen Larve von *Salamandra maculosa* zu Grunde gelegt hatte.

Auf dem KALLIUSschen Bild sieht man eine scharfe, deutliche Grenze an den Unterkiefer, welche bei meinem Schnitte noch nicht vorhanden ist. Zudem erkennt man an unserer Figur andere bemerkenswerten Eigentümlichkeiten, die von KALLIUS nicht erwähnt wurden.

Die erste Anlage des Drüsenfeldes wurde nämlich von KALLIUS als eine Verdickung des Epithels an betreffender Stelle angegeben. Bei *Hynobius retardatus* bemerkt man aber eine früher begonnene, deutliche Gewebsverdichtung unterhalb der später zu verdickenden Epithelpartie. Sie stellt eine ausserordentlich zellenreiche und sehr gut mit Blutkapillaren versorgte Gewebsformation von eigentümlichem Charakter dar, welche eigentlich nichts anders als die speziell für das Drüsenfeld differenzierte Tunica propria dieses Schleimhautabschnittes zu betrachten ist.

Das Epithel in diesem Stadium ist hier eigentlich noch nicht verdickt, es ist noch zweischichtig; seine obere Zellreihe ist die der gewöhnlichen Deckschicht mit platten Zell- und Kernformen. Die tiefe Schicht des Epithels dagegen besteht aus grossen, dicht gedrängten, ihre Längsachse schon vertikal gestellten Zylinderzellen mit entsprechend gelegenen grossen Kernen. Man sieht viele mitotische Figuren darunter.

M. genioglossus ist schon gut zu unterscheiden. KALLIUS hat ihn in seiner Figur auch abgebildet. Er ist bei *Hynobius retardatus* in diesem Stadium noch nicht ganz fertig ausgebildet und behält seinen larvalen Charakter. Er reicht von seinem vorderen Ursprung soweit nach hinten bis das Drüsenfeld kaudal endet.

Die Muskelanlage stellt schon jetzt die tiefste Schicht der Basalschicht von Drüsenfeld dar.

M. genioglossus liegt dorsal an dem M. geniohyoideus an und noch teilweise mit dem letzteren verbunden. Auf unserer Fig. 1 sieht man diese beiden Muskeln nicht,

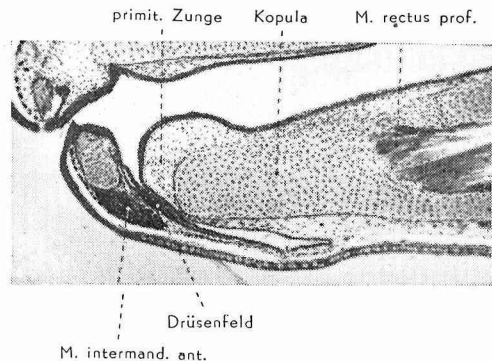


Fig. 1. *Hynobius retardatus*. Larve, 30 mm L.. Sagittalschnitt des Mundhöhlenbodens. Nur die Verdickung des mesodermalen Anteils an der Drüsenfeldanlage. 28×



weil ich meine Bilder nach genau mediansagittalen Schnitten angefertigt habe. KALLIUS hat seine Bilder den Schnitten „neben der Mittellinie“ entnommen, die er davon ausdrücklich bemerkt. Deshalb sind auf seinen Bildern diese paarige Muskeln zu sehen.

Bei wenig älteren Tieren von 30, 31, 32 mm Länge finde ich das Epithel des Drüsenfeldes schon deutlich verdickt, 3–4 schichtig, dessen tiefsten Zellen eine Zylinderreihe bilden. Die Schichtung der Zellen ist an dem medianen Teil mehr ausgesprochen.

Die Anlage des Drüsenfeldes teilt sich an ihrem kaudalen Teile in zwei Schenkeln, besitzt also die Flächengestalt eines Hufeisens.

Der *M. genioglossus* entspringt dorsal zum *M. geniohyoideus* vom Unterkiefer. Von dem letzteren Muskel ist etwa die laterale Hälfte seiner Breite als Mutterboden anzusehen, von wo her der *M. genioglossus* abstammt.

Da der weitere Verlauf des letzteren Muskels von seinem beiderseitigen Ursprung nach kaudal und lateral abweicht, sieht man dessen Lage immer mehr nach aussen von *M. geniohyoideus* verschoben und schliesslich liegt der *M. genioglossus* ganz lateral vom *M. geniohyoideus*. Hier am kaudalen Ende des Drüsenfeldes, also an den beiden Schenkeln desselben wird es nur von leicht verdickten Epithel und der charakteristischen Gewebsverdichtung repräsentiert. *M. genioglossus* steht aber immer noch in sehr intimer Lagebeziehung auch in diesen kaudalsten Portionen des Drüsenfeldes mit ihm verbunden.

Man sieht, dass der *M. genioglossus* einen integrierenden Teil des Drüsenfeldes darstellt. Ich meine namentlich damit den medialen Teil des Muskels, welcher seine Fasern in die Zunge hineinschikt. Der laterale Teil, *Pars lateralis* von DRÜNER, strahlt nur in die seitlichen Mundhöhlenboden ein und hat keinen direkten Zusammenhang mit dem Drüsenfelde.

Die Fasern des *M. genioglossus* dringen von vorn und von der Seite in die zellenreiche Basalschicht des Drüsenfeldes hinein.

An einer jüngeren Sagittalserie von 30, 32 und 34 mm L. stellt das Drüsenfeld eine von vorn dorsal nach hinten ventral langsam abfallende Gewebsplatte dar, deren rostrales Ende vom Unterkiefer durch eine Furche getrennt ist. Diese Furche ist von nun an auch mit blossen Auge entlang dem Unterkiefer deutlich zu sehen.

Der vordere Rand des Drüsenfeldes bildet individuell eine sehr scharfe Kante, wie es in unserer Fig. 2 (50 mm lange Larve) und in Fig. 1 (*Salam. mac.*), und Fig. 2 (*Triton alpestris*) von KALLIUS zu sehen ist.

Das Drüsenfeld in diesem Stadium wird noch grösstenteils von dem vorderen Teile der primitiven Zunge gedeckt und nur sein rostraler, kleiner Teil ist von oben sichtbar.

*M. genioglossus* entspringt mit feinen, gut differenzierten Fasern neben der Medianebene am Unterrande des Unterkiefers, dringt in die Basalschicht des Drüsenfeldes

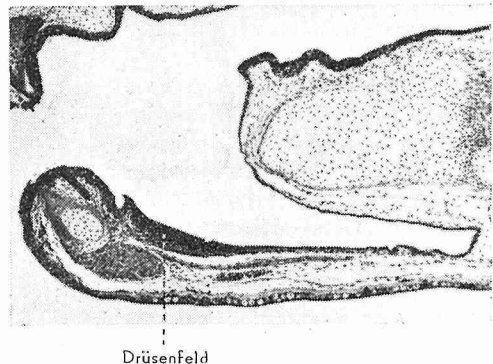


Fig. 2. *Hynobius retardatus*. Larve, 50mm L.. Das Epithel des Drüsenfeldes verdickt, darunter die zellenreiche Basalschicht. 28×

in dorso-kaudaler Richtung schief hinein und seine Muskelfasern kann man ein wenig kaudalwärts in die Zunge verfolgen. Die Einstrahlung des Muskels in das Drüsenfeld geschieht vorn an einer Stelle seiner ventralen Fläche, ein bisschen kaudal von seinem rostralen Ende, sodass die vorderste Partie des Drüsenfeldes arm an den Zellen und den Muskelfasern bleibt.

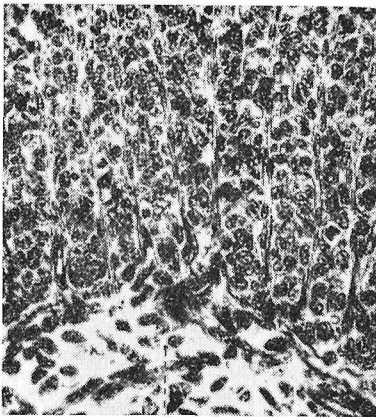
Das Epithel des Drüsenfeldes enthält zahlreichen mitotischen Figuren und zeigt ein sehr lebhaftes Wachstum dieses Teiles an.

Bei Larven von 34, 36 mm L. wird das Epithel des Drüsenfeldes noch mehr verdickt und schickt die Drüsenanlage in die darunter gelegene zellenreiche Schicht hinein. Ich werde diese zellenreiche Schicht nunmehr die Basalschicht des Drüsenfeldes bezeichnen. In dieser Basalschicht sieht man also von nun an die ersten Drüsenschläuche eindringen.

Mit der Entwicklung des Drüsenfeldes wird in der Oberflächenansicht desselben feine sagittale, parallel verlaufende Linien sichtbar. Diese Linienbildung steht mit dem ersten Auftreten der Drüsen in engster Beziehung.

Nun führe ich in Fig. 3 einen horizontalen Schnitt der Zunge in etwas stärkerer, in ca. 150× Vergrößerung vor; derselbe stammt aus einer Larve von 43 mm L.. Dieser

Epithellamelle      mesodermales Septum



Pars conjunc.

Fig. 3. *Hynobius retardatus*. Larve, 43 mm L.. Horizontalschnitt des hinteren Endes von Drüsenfeld. In den schmalen bindegewebigen Septen zwischen den Epithellamellen verlaufen feine quergestreifte Muskelfäserchen. Unten ist ein Stück von Pars conjunctio sichtbar. 150×

Schnitt stammt also von einem späteren Stadium. Trotzdem bietet das Bild fast unverändertes Aussehen, weil es dem hinteren Ende des Drüsenfeldes entnommen ist, wo die Neubildung der jüngeren Drüsen immer in gleichem Modus verwirklicht wird.

In diesem Flachschnitte des Drüsenfeldes, in dem etwas tiefer als die eigentliche Oberfläche geführten Schnitte, sieht man regelmässigen in Reihen angeordneten Epithelmassen, welche durch die dazwischen liegenden, sehr scharfen und feinen Bindegewebsleisten von ausserordentlich regelmässigem Bau von einander geschieden werden.

In diesen bindegewebigen Septen verlaufen sehr feine quergestreifte Muskelfasern, die dem *M. genioglossus* angehören. Bei den jüngeren Larven enthalten diese Septen nur längs gelegenen länglichen Zellkerne, Fasern mit Querstreifung konnte ich aber erst bei den Larven aus Frühmetamorphose von ca. 38 mm L. mit Sicherheit nachweisen.

Diese Epithelmassen in Längsleisten kann man noch nicht als sagittale Reihen der quer geschnittenen Drüsenschläuche bezeichnen. Es ist bloss die Epithellamellen zwischen je zwei dünnen Bindege-

webssepten; eine einzelne Epithellamelle besteht ungefähr aus einigen Reihen von Zellen; stellenweise (besonders rostral) bilden die Epithelzellen einen runden Rohrquerschnitt (in Horizontalschnitten); Die Lamellen haben hier also Drüsenschläuche gebildet. In anderen Stellen haben die bindegewebige Septen helle Seitenäste in die

Epithellamellen geschickt und sie in einzelne kürzere Stücke zerschnitten, ohne doch zu einer eigentlichen Schlauchbildung zu kommen.

Kurz und gut, hier werden die Drüsen noch nicht einzeln als Epithelsprossen angelegt. Das Epithel des Drüsenfeldes von *Hynobius* wird zuerst in sagittaler Richtung als parallele Reihen von Epithellamellen gebildet. Bevor noch die Drüsen oder die Krypten sich bilden, schneiden ausserordentlich scharfe und regelmässige bindegewebige Septen resp. Leisten in die tiefe Schicht des Epithels ein. Die Richtung dieser Septen steht genau mit der Richtung des späteren Zungenmuskels in Einklang und diese ganze Anordnung bedeutet ohne Zweifel die Vorbereitung oder den Beginn der Muskularisierung der Zunge.

Da das Drüsenfeld die Form eines Halbmondes darbietet und vorn mehr breit ist und mehr Raum besitzt als hinten, zeigt seine innere Struktur auch mehr vorn fortgeschrittenere Differenzierung. Die angegebenen Reihenbildungen sind rostral breiter als kaudal und die Kryptenbildungen rostral mehr häufig anzutreffen.

An diesen Horizontalserien trifft man bei dem tiefsten Teil des Drüsenfeldes, d. h. in der Basalschicht desselben, die Fasern der beiderseitigen *Mm. genioglossi*, welche an der Medianlinie sich kreuzen und dann nach hinten verlaufen.

#### c) *Die Zunge während der Metamorphose*

Die Umbildung der Weichteile der Zunge gehört zugleich mit derjenigen ihres Skelettes zu dem auffallendsten anatomischen Geschehen in ganzen Umwandlungsvorgängen bei den *Hynobius*larven.

An diesem Stadium, welches unter gewöhnlichem Verhältnisse sehr schnell abzulaufen pflegt, erreichen die Larven noch nicht die Gestalt der vollends umgewandelten Tiere und zeigen noch Kiemenreste von 1.5 bis 2.5 mm Länge. Ihr Ruderschwanz, welcher noch die larvale Form behält, zeigt erst die beginnende Rückbildung seines dorsalen Flossensaumes. Ich traf unter Exemplaren, denen das vordere Ende des dorsalen Flossensaumes an der Mitte zwischen beiden Extremitäten oder an der hinteren Extremität stand, das passendste Stück für meinen Zweck.

Die Larven, die ich an den höher gelegenen Seen in Hokkaido gesammelt habe, zeigten sehr günstigen, verlangsamten Verlauf ihrer Umwandlung, und ich konnte unter diesen Tieren die nötigen Zwischenstadien in ausreichender Anzahl auswählen, welche unter den Zuchttieren in Laboratorium nur schwer zu treffen waren.\*

Für das Material zu meiner folgenden Beschreibung habe ich also neben den normalen Zuchtlarven auch die Tiere von dieser Herkunft benutzt und ich werde die letzteren mit der Bezeichnung „Höhenlarven“ von denjenigen der Ebene unterscheiden.

Bevor ich an die Beschreibungen einzelner Stadien übergehe, möchte ich im voraus zwei neue Bezeichnungen erläutern, die mir für meine Befunde notwendig erscheinen.

1. Sinus lymphaticus sublingualis.
2. Pars conjunctionis der Zunge.

1) Sinus lymphaticus sublingualis: Dieser sublinguale Lymphraum erscheint etwas

\* Dr. M. SASAKI<sup>9)</sup> hatte 1924 eine neotenische Form von *Hynobius retardatus* aus „Kuttaraush-See“ bei Noboribetsu beschrieben.

später als das Drüsenfeld, bleibt aber von dieser Zeit an als ein Bestandteil der Zunge zeitlebens erhalten. Dieser Lymphraum spielt eine grosse Rolle bei der Entwicklung der *Hynobius*zunge und besitzt anatomisch eine hohe Wichtigkeit.

Der Lymphraum befindet sich direkt unterhalb des Drüsenfeldes und dorsal von *Mm. geniohyoidei*, besitzt genau gleiche Flächenausdehnung wie das Drüsenfeld selbst; rostral ist er entsprechend dem schiefen Eintritt des *M. genioglossus* in das Drüsenfeld ein bisschen kaudalwärts verschoben. Um von diesem Lymphraum einen Begriff zu geben,

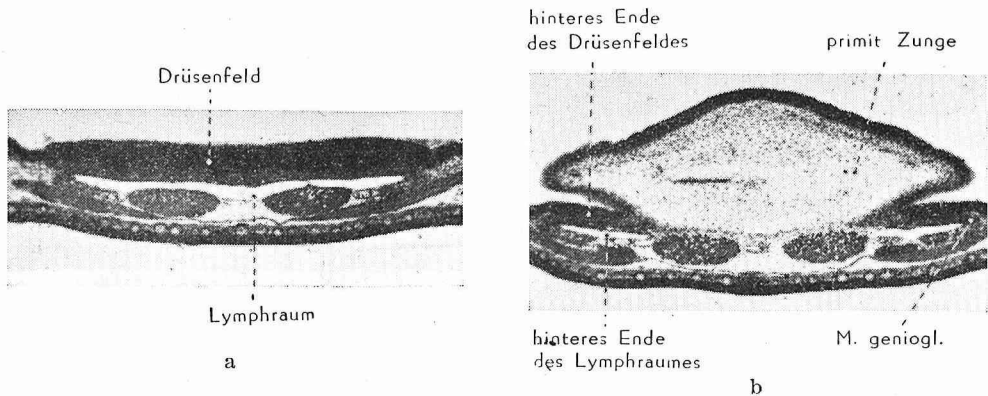


Fig. 4. a. *Hynobius retardatus*. Larve, 65 mm L. Querschnitt des Mundhöhlenbodens. Mittlerer Teil des Drüsenfeldes; darunter liegt der Lymphraum, an dessen beiden lateralen Rändern *Mm. genioglossi* gelegen sind. 20×

Fig. 4. b. *Hynobius retardatus*. Larve, 65 mm L. Querschnitt des Mundbodens, etwas kaudal gelegen. Das Drüsenfeld und der Lymphraum sind in ihren beiden kaudalen Schenkeln geteilt. 20×

werde ich hier drei Querschnitten vorführen, von welchen die zwei ersten einer Höhenlarve von 65 mm L. entnommen sind (Fig. 4 a u. 4 b) und der dritte einem völlig umgewandelten Tiere von 53 mm L. gehört. (Fig. 5).

Fig. 4 a, zeigt einen Querschnitt des gut entwickelten Drüsenfeldes. Der Lymphraum liegt in gleicher Breitenausdehnung unter ihm und der laterale Rand des Raumes wird beiderseits von den *Mm. genioglossi* umrandet, welche bogenförmig von ventral nach dorsal umbiegend ins Drüsenfeld einstrahlen. Ventral von Lymphraum liegen die starken Bündel der *Mm. geniohyoidei*.

Fig. 4b, gehört dem Schnitte, der mehr kaudal in derselben Serie gelegen ist. Hier trifft der Schnitt den vorderen Teil der primitiven Zunge und man sieht dieselbe hier mit dem Mundboden breit angewachsen. Das Drüsenfeld in dieser kaudalen Partie ist demzufolge in zwei Schenkeln geteilt und beide Schenkel liegen neben der primitiven Zunge mit gleichen Gewebsbestandteilen wie sein Hauptteil; nämlich das verdickte Epithel und die zellenreiche

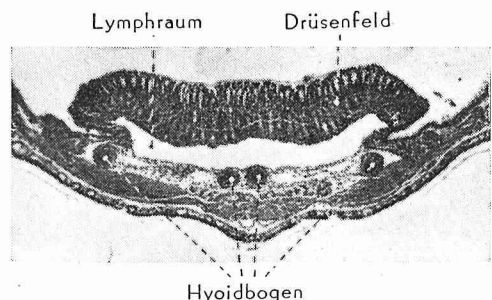


Fig. 5. *Hynobius retardatus*. Larve, 53 mm L. Querschnitt des Drüsenfeldes mit gut entwickeltem Lymphsacke. 16×

Basalschicht, und darunter die gleichfalls in zwei Schenkeln geteilten Lymphräume und die zugehörigen Bündel des *M. genioglossus* in gleicher Anordnung. Wo die beiden Schenkel des Drüsenfeldes hinten zugespitzt enden, enden auch beide Zipfel des Lymphraumes daselbst in gleicher Querschnittebene.

Das dritte Bild, Fig. 5 zeigt dieses Gebilde bei vollendeter Metamorphose. Das Drüsenfeld steht in voller Entwicklung und quillt lateral über die Breite des Lymphraumes etwas vor. Der *M. genioglossus* verläuft in schmaler Schleimhautfalte, welche den Lymphraum lateral abschliesst, genau in gleicher Weise wie früher.

Im Boden des Lymphraumes sieht man die charakteristischen Knorpelschnüre des Zungenbeinbogens im Querschnitte.

Die Innenfläche des Lymphsackes ist überall von schönen Endothelzellen ausgekleidet und zeigt immer glatte Kontour der Wandung und das immer zu gewissem Grade gefüllte Lumen, sodass man den Eindruck bekommt, dass der Raum unter einer fortdauernden Spannung seines flüssigen Inhaltes steht.

Vor mir ist dieser Lymphraum von den früheren Bearbeitern unseres Tieres zwar photographisch abgebildet, aber weder in Text noch in Figurenerklärung davon Erwähnung getan: T. HORTA<sup>10)</sup>, 1937, *Hynobius lichenatus*. Fig. 13 u. 15. A. AHANE<sup>5)</sup>, 1941, *Hynobius lichenatus*. Fig. 31. T. HORTA<sup>11)</sup>, 1935, *Onychodactylus japonicus*. Fig. 12. u. 13. Auf diesen Figuren wird unser Lymphsinus in genau gleicher Form wiedergegeben und besagt somit, dass unser Objekt in *Hynobius* und *Onychodactylus* gemeinsam vorhandenes Gebilde vorstellt.

Dass dieser sublinguale Lymphsack zu einer regelrechten Bildung gehört, wird auch von einem zufällig erhaltenen Präparat bewiesen. Dieser Schnitt, Fig. 6 ist von einem etwas älteren Tiere (Höhenlarve) gewonnen, welches aus unbekannter Ursache in Laboratorium gestorben war.

Die Zunge war stark aufgequollen und auf dem Querschnitte ist der Lymphsack so stark aufgetrieben wie mit Gewalt eingespritzt, dass das Drüsenfeld über ihm bogenförmig emporgehoben war. Die anderen lymphatischen Räume, die in dem Kopfe des Tieres natürlich vorhanden sein müssen, zeigten dabei keine nennenswerte Auftreibung. Der sublinguale Lymphsack allein erlitt dieser auffälligen postmortalen Veränderung. Nebenbei will ich auch hinzufügen, dass an unseren Larven oder ausgewachsenen Tieren von *Hynobius*, wenn sie in ihren Zuchtschalen gestorben sind, die Zungen über Nacht ähnlich stark aufgequollen gefunden worden sind.

Mein Manuskript war fast zu Ende geschrieben, als ich durch Güte von Herrn I. ASAMI, Assistenten von dem anatomischen Institut der Tokyo Universität, dem ich an dieser Stelle meinen besonderen Dank dafür ausspreche, einige adulte Tiere und viele

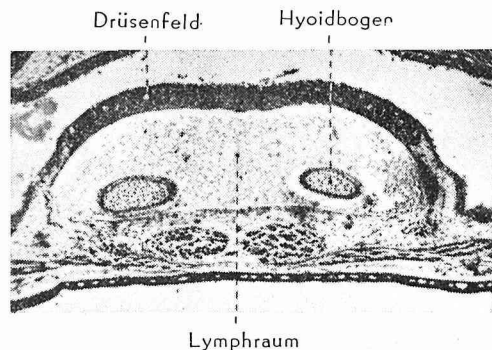


Fig. 6. *Hynobius retardatus*. Larve, 70 mm L.. Querschnitt des postmortal angeschwollenen Lymphsackes. 16×

Larven von einer *Hynobius*-Art, erhielt, die er in Miura-Halbinsel gesammelt hatte. Die schnell gefertigten Serien zeigen auch hier das Vorhandensein des Lymphraums in genau gleicher Weise wie bei meinem Material.

2) *Pars conjunctionis* der Zunge: Diese Bezeichnung ist von mir als der Ausdruck für einen eigentümlichen Abschnitt von der wachsenden *Hynobius*zunge gewählt worden, deren Aufstellung mir begründet erscheint. Wenigstens werden damit viele umständliche Wiederholungen vermieden. Über die Sache selbst werde ich bei jeder Gelegenheit einzeln besprechen.

Nun möchte ich an Hand einer Reihe von geeigneten Sagittalserien den successiven Werdegang der Zunge bei *Hynobius retardatus* erläutern.

Fig. 7 stellt den medianen Schnitt dar aus der Sagittalserie von 45 mm langem Tier (Höhenlarve aus Iwonuma-See mit Ruderschwanzreste). Im Vergleich mit dem vorigen Stadium (Fig. 2) ist die primitive Zunge hier mit der kaudal von dem Drüsenfelde gelegenen Partie des Mundhöhlenbodens angewachsen, sodass der vordere Rand von ihr dicht hinter dem nun bedeutend verdickten Drüsenfelde steil emporsteigt.

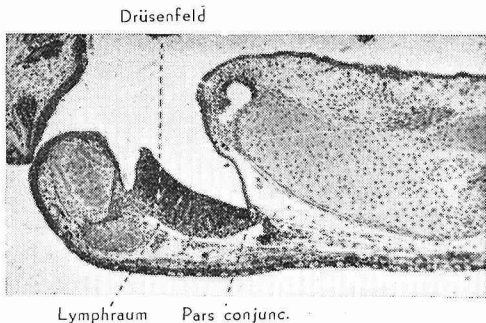


Fig. 7. *Hynobius retardatus*. Larve, 45 mm L. Sagittalschnitt des Mundhöhlenbodens. 28×

Der sagittale Durchmesser des Drüsenfeldes beträgt in diesem Präparat 0.6 mm. Sein vorderes Ende ist auf dem Schnitte in charakteristischer Form scharf zugespitzt, während es hinten mittels einer schwachen Gewebsbrücke mit der Basis der primitiven Zunge verbindet. Diese Gewebsbrücke will ich von nun an als die *Pars conjunctionis* bezeichnen. Sie liegt zwischen dem Drüsenfelde und der primitiven Zunge und verbindet beide Bestandteile der Zunge.

Die *Pars conjunctionis* stellt hier in diesem Anfangsstadium nur ein ganz zartes, unansehnliches Gewebsstück dar, dem aber bald eine sehr wichtige Bedeutung für die Bildung der definitiven Zunge zugeschrieben werden muss.

Die Weichteile der primitiven Zunge werden von sehr lockerem wasserreichem Mesenchymgewebe aufgebaut, an welchem das Hinterende des Drüsenfeldes mittelst der *Pars conjunctionis* inseriert. Die Anheftung selbst geschieht aber scheinbar unvermittelt: man sieht nur einige zarte Faserzüge mit wenigen Zellen von vorn an die primitive Zunge treten und teilweise dorsalwärts umbiegen. Das dicke Epithel des Drüsenfeldes wird hier auch plötzlich sehr dünn und schlägt in das mit platten Kernen versehene dünne Epithel des Vorderrandes der Zunge um.

KALLIUS<sup>1)</sup> sprach von einer bei *Salamandra maculosa* und *Triton alpestris* stattfindenden Verwachsung zwischen dem Drüsenfelde und der primitiven Zunge und seine Befunde wurden mit zwei Abbildungen erläutert. „Das ganze Gebiet zeigt bei *Hynobius* eine ganz andere Konfiguration und verbietet den direkten Vergleich dazu. Theoretisch kann ich aber mein Bild mit demjenigen von KALLIUS zusammenstellen: ich mag auch



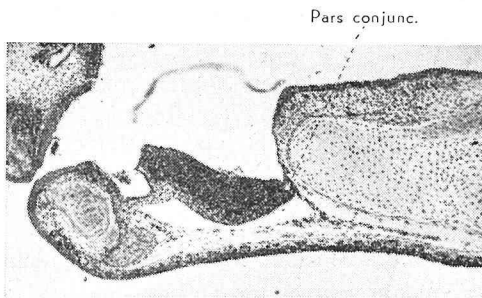


Fig. 8. *Hynobius retardatus*. Larve, 46 mm L. Sagittalschnitt des Mundhöhlenbodens. 28×

etwas grösser geworden (0.7 mm). Der Lymphraum hat sich bedeutender ausgedehnt und somit seine Decke, d. h. das Drüsenfeld in die Höhe gehoben, sodass es vorn das Höhen-niveau des Unterkiefers überschreitet und besonders hinten seine Anheftungsstelle an der primitiven Zunge aufwärts verschoben hat. Diese Anheftung geschieht ebenfalls sehr einfach und unvermittelt; man sieht aber auf dem Bilde, dass die zarten Verbindungszüge etwas an ihrer Dichte gewonnen haben und das Umschlagen seiner Elemente nach oben deutlicher geworden ist.

Man sieht auch an dem Schnitte eine schmale Spalte zwischen der Anheftungstelle und der primitiven Zunge nach oben aufsteigen, was auf dem Bilde wegen der schwächeren Vergrößerung leider nicht deutlich wiedergegeben ist. Diese Spalte ist nicht anders als ein Zipfel des Lymphraumes, welcher zugleich mit anderen Gewebsteilen nach oben umschlagend ausgezogen ist.

Dieser Verbindungsteil, welcher in diesem Stadium sozusagen als der geknickte Hinterrand des Drüsenfeldes erscheint, stellt die „Pars conjunctionis“ der Zunge dar. Ich werde mich der Wichtigkeit des Gegenstandes halber etwas näher auf sie einlassen.

Pars conjunctionis der Zunge erscheint scheinbar als eine kaudale Fortsetzung des Hinterendes des Drüsenfeldes. In Wirklichkeit fehlt ihr der wichtigste Bestandteil des letzteren vollständig: die Pars conjunctionis besitzt nämlich gar keine Drüsen. Denn, wie auf dem Bilde ersichtlich, endet das verdickte, drüsige Epithel des Drüsenfeldes scharf vor diesem Teile, welcher nur von einfachem, dünnem Epithel bedeckt ist, ohne die Fähigkeit, auch später Drüsen oder Krypten zu bilden.

In der Umgebung des Drüsenfeldes bemerkt man auch Zeichen von beginnender Umbildung der Zunge: die primitive Zunge zeigt Schrumpfung ihres weichen Gewebes und verliert ihr Volumen, dorsal von der Kopula ist die Anlage ihres flügel-förmigen Fortsatzes aufgetreten und zwis-

von einer Verwachsung reden, mit dem Vorbehalt, dass bei unseren Tieren das Drüsenfeld nicht mit seiner ganzen Dicke, wie bei *Salamandra* und *Triton*, sondern mit seinem ganz schwachen Hinterende, eben mit der Pars conjunctionis, an die primitiven Zunge verbunden wird.

Das nächste Bild, Fig. 8, von 46 mm langen Höhenlarve aus Iwonuma-See mit Kiemenreste und Ruderschwanz, zeigt eine etwas fortgeschrittenere Stufe. Das Drüsenfeld besitzt vorn zwei Kanten und sind

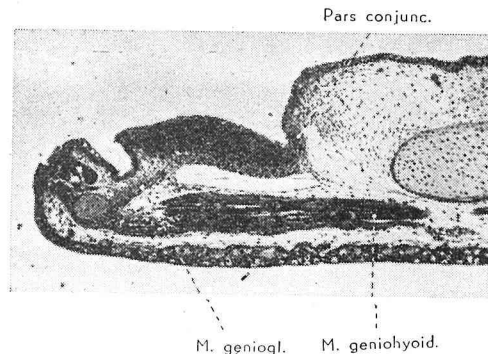


Fig. 9. *Hynobius retardatus*. Larve, 38 mm L. Sagittalschnitt des Mundhöhlenbodens. 28×



chen ihr und dem vorderen Rande der primitiven Zunge ist das Gewebe dichter, kernreicher geworden.

In der nächsten Fig. 9, die einen Sagittalschnitt von einer 38 mm langen Larve (Zuchttier), bei welcher der Kiemenrest noch etwa 2 mm betrug, zeigt, bemerkt man die in Betracht kommende Gegend in noch weiterem Fortschritte.

Dieser Schnitt ging etwas neben der Mittellinie und man sieht auf dem Bilde M. genioglossus und M. geniohyoideus längs getroffen.

Das Drüsenfeld (0.8 mm), welches in bisherigen Stadien eine nach hinten abfallende Neigung zeigte, liegt jetzt ungefähr horizontal, indem sein hinteres Ende sich gehoben hat. Dieser hintere Teil ist zugleich auch dicker geworden, sodass die Pars conjunctionis ebenfalls als ein zwar kurzer, doch ziemlich starker Strang an die Vorderfläche der primitiven Zunge herantritt und daselbst in charakteristischer Weise nach oben umschlägt.

Bei der direkten Beobachtung des Schnittes erkennt man auch hier, dass die Pars conjunctionis nur von der Fortsetzung der Basalschicht und des der Drüsen entbehrenden Epithels des Drüsenfeldes gebildet ist, dessen beide Schichten nun die freie vordere Fläche der primitiven Zunge bis zu ihrer vorderen oberen Ecke überziehen.

Die Oberfläche des Epithels der Pars conjunctionis besitzt kleine unregelmässige Unebenheiten. Diese Eigenschaft wird auch von der basalen Grenzfläche des Epithels geteilt, sodass sie nicht so glatt wie z. B. die betreffende Fläche des hinteren Zungenteiles erscheint. Das Epithel selbst ist etwas unregelmässig geschichtet oder scheint nur so; die Schichtung im Schnitte sieht etwas verworren aus. Ich möchte diese Bilder einer feinen Fältelung dieses Schleimhautabschnittes zuschreiben, eine Eigentümlichkeit, welche man in späteren Stadien in dieser Gegend noch zu treffen pflegt.

Drüsenbildungen in eigentlichem Drüsenfelde ist weiter fortgeschritten, man sieht dabei feinste quergestreifte Fäserchen, des M. genioglossus zwischen den Drüsenschläuchen, meistens schräg von vorn ventral nach hinten dorsal verlaufend; diese Serien habe ich meist in HEIDENHAINschen Eisenalaunhaematoxylin gefärbt, um auch die sehr feinen Muskelfasern in der Zunge scharf hervorzuheben.

Das nächste Bild, Fig. 10, wurde von einem 40 mm langen Zuchttier gewonnen mit dem 2.5 mm langen Kiemenrest. Das vordere Ende des dorsalen Flossensaumes stand in der Mitte zwischen beiden Extremitäten.

Die sagittale Ausdehnung des Drüsenfeldes betrug 0.9 mm und die der Pars conjunctionis ca. 0.4 mm.

Das Drüsenfeld ist in diesem Stadium sehr hoch emporgestiegen, sodass seine Oberfläche mit derjenigen der primitiven Zunge in gleicher Flucht gelegen ist. Bei der Betrachtung von oben konnte man doch auch makroskopisch und besser unter der Lupe die Zungenabschnitte von verschiedener Herkunft deutlich unterscheiden. Das Drüsenfeld macht sich durch die

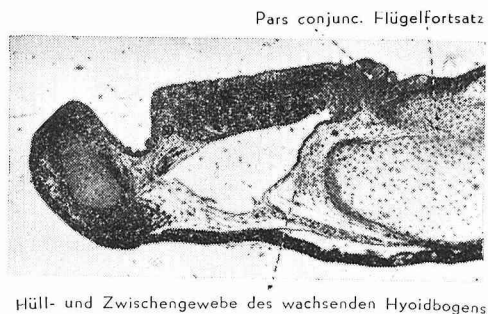


Fig. 10. *Hynobius retardatus*. Larve, 40 mm L. Sagittalschnitt. Das Drüsenfeld erreicht hier mit seiner Pars conjunctionis die dorsale Fläche der primitiven Zunge. 28×

Linienzeichnung seiner Drüsenstruktur sofort kenntlich und das Gebiet der primitiven Zunge ist durch ihr glattes Aussehen und durch daselbst zerstreut liegende Sinnesknospen unterscheidbar. Zwischen den beiden Teilen, entlang der nach hinten konkaven, sehr scharf und glatt markierten Grenze des Drüsenfeldes, liegt endlich eine Zone, die der Pars conjunctionis entspricht, welche oft die den hinteren Drüsenfeldrande parallelen Fältchenreihen aufwies.

Auf dem Schnitte sieht man, dass der sublinguale Lymphsinus sich sehr erweitert hat und einen grossen im Schnitte dreieckigen Raum darstellt. Die obere, längste Seite des Dreiecks wird von dem Drüsenfelde gebildet, die kürzeste, vordere entspricht dem Boden des Lymphraumes.

Die dritte Seite endlich bildet die hintere Wand des Lymphsackes. Diese Fläche entspricht sonst in früheren Stadien dem unteren Teil der vorderen Fläche der primitiven Zunge und stellte eine leicht nach vorn überhängende, fast vertikale Wand dar. Jetzt ist eine kleine, aber nicht unwichtige Veränderung in dieser Wand eingetreten; die Richtung der Neigung dieser Wand ist jetzt umgekehrt, sie ist nach vorn oben gerichtet. Diese Umformung steht mit der Umgestaltung des Hyoidbogens in engstem Zusammenhang und wird demnächst darüber zu besprechen sein.

Die Pars conjunctionis ist mächtig gewachsen und verbindet sich mit der vorn-dorsalen Ecke der primitiven Zunge sehr fest. Ihrer Bezeichnung: dem Verbindungsstück wird in diesem Stadium die volle Berechtigung zuerkannt werden.

An diesen nun vorgeführten 4 Bilderserien wird man erkennen, dass die Pars conjunctionis der Zunge mit ihrer hinteren Insertion an der primitiven Zunge die ganze Höhe ihrer vorderen Fläche hinaufkletterte und schliesslich den höchsten Punkt erreichte, namentlich den oberen Rand der primitiven Zunge.

Bei dem nächst-früheren Stadium, auf der Fig. 9, sieht man, dass die Insertion mehr tiefer, an der Mitte der unteren Hälfte des Zungenrandes stand. Man bemerkte aber dabei, dass ihre Wurzel scharf dorsalwärts umschlug und mit ihren Faserzügen bereits die obere Ecke der Zunge erreichte. Die innere Struktur ist also schon für die Aufwärtswanderung des Insertionspunktes angepasst gewesen und der scheinbare Kontrast der Konfigurationen zwischen den beiden Fig. 9 und 10 wird in Wirklichkeit durch die innere vorbereitende Zustände gemildert.

Die Pars conjunctionis selbst bleibt immer bei gleicher Beschaffenheit. Sie entbehrt der Drüsen und der Muskelfasern, besteht aus dem geschichteten, regelmässigen Zylinderepithel und dem dichten Bindegewebe, dem die reiche Vaskularisation der Basalschicht des Drüsenfeldes nicht zukommt.

Diese verdichtete Gewebsmasse wird kaudal mit dem Flügelfortsatz der Kopula verbunden. Diese enge Relation der Pars conjunctionis mit diesem zentral gelegenen Zungenskelette des *Hynobius* wird von nun an zeitlebens aufrecht erhalten.

Das Drüsenfeld selbst zeigt jetzt gut ausgebildete lange Drüsenschläuche. Es schickt einen Zipfel der dunkel gefärbten Epithelmasse kaudalwärts; dies ist das junge Blastem für die zukünftigen Drüsen, welches die Pars conjunctionis mit Drüsen versieht. Der Bereich des Drüsenfeldes wird so auf Kosten der Pars conjunctionis nach hinten vergrössert. Dass die letztere Zone der Zunge keine Drüsen aufweist, muss also dahin ver-

standen werden, dass sie fortwährend von rostral in das Bereich des drüsentragenden Drüsenfeldes einverleibt wird und kaudal sich verlängert, um den Betrag von dem rostralen Verluste zu ergänzen.

Um diese Zeit beginnt nun ein sehr wichtiger anderer Vorgang im betreffenden Zungengebiete.

Mit der Umwandlung des Weichteiles tritt nämlich der Hyoidbogenknorpel in auffälliger Tätigkeit; sein proximaler Abschnitt, das Hypohyale, nimmt erst in diesem Zeitpunkt seine in *Hynobius* und asiatischen Salamandriden spezifische Form an und nimmt innerhalb der Zunge seine definitive Lage ein.

Als erstes Zeichen des Aktiv-werdens des Hypohyale kann ich auf das zuletzt von mir beschriebene Bild, Fig. 10 hinweisen. Ich habe dort die hintere, schräge Fläche des grossen Lymphsackes als einen nach vornoben sehenden Abhang beschrieben, d. h. die Neigung dieser Fläche der primitiven Zunge nahm dort eine der früheren entgegengesetzte Stellung an. Dies kommt nun daher, dass hier von hinten der Hyoidbogen sich nach vorn vorgedrängt hat.

Auf dem medianen Schnitt sieht man allerdings nur das spannende Gewebe zwischen den beiderseitigen Hypohyalia, doch nimmt man wahr auf dem Bilde den Querschnitt des dichten Bandes zwischen beiderseitigen Knorpeln.

Auf dem nächsten Bilde, Fig. 11 welche 60 mm L. Höhenlarve aus Iwonuma-See entnommen ist, sieht man ein etwas weitervorgerücktes Stadium. Die Oberfläche der Zunge ist ganz glatt und eben geworden wegen der Einnivellierung der Pars conjunctionis, welche aber als der mittlere Zungenabschnitt ihre Lage beibehält, immer noch ohne Drüsen, das Drüsenfeld und den Flügelfortsatz verbindend. Die Länge des Drüsenfeldes beträgt 1.5 mm und die der Pars conjunctionis 0.7 mm.

Vor der Kopula ist ein starker bindegewebiger Zapfen nach vorn vorgestreckt, dessen Unterfläche dem Boden des Lymphraumes anliegt und seine Spitze und dorsale Fläche frei nach dem Lumen des Lymphsackes zugekehrt ist. Die Länge dieses bindegewebigen Zapfens beträgt etwa  $1/2$  von derjenigen des Lymphsackes.

Dieser Zapfen ist auch hier nicht anders als das Hüll- und Zwischengewebe der beiderseitigen Hypohyalia, welche sich gerade aus der primitiven Zunge nach vorn sich vorstreckten.

Die Lage der Hypohyalia in jeder Entwicklungsstufe ist in schematischer Fig. 15 (S. 194) eingezeichnet. Die eben berührte Stufe wird ungefähr der Schema D entsprechen. Ich habe diese Bilder nach den durchsichtigen Totalpräparaten angefertigt.

Der Zapfen besteht geweblich aus zwei Teilen; 1. aus einer äusseren Schicht, die der oberflächlichen Lage der primitiven Zunge entspricht und 2. aus einer zentralen Gewebsmasse, welche von dem eigenen

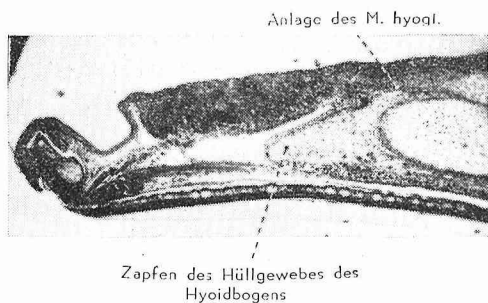


Fig. 11. *Hynobius retardatus*. Larve, 60 mm L.. Die Hyoidbögen schicken ihr Hüll- und Zwischengewebe in Form eines Zapfens nach vorn in den Lymphraum hinein. 18×

Hüllgewebe des Hyoidbogens gebildet ist. Die beiderseitigen Hypohyalia bleiben innerhalb dieses Hüllgewebes vorläufig etwas in ihrer mehr indifferenten Lage zurück, sodass die vorrückenden Hyoidbögen zuerst mit ihren Weichteilen in den Raum des Lymphsackes vorangehen und so den Knorpeln den Weg zu bereiten scheinen.

Betrachten wir nun das nächste Bild, Fig. 12, die dem 55 mm langen, beinahe verwandelten Tiere gehört.

Die äussere Form der Zunge in diesem Stadium nimmt eine elliptische Gestalt an, indem ihr hinteres Ende etwas schmaler wird. Wegen dieses Merkmals waren unsere Tiere früher Ellipsoglossa genannt.

Das räumliche Verhältnis des Zungenweichteiles ihrem Skelett gegenüber wird in Schema E von Fig. 15 dargestellt.

Auf dem sagittalen Schnitte sieht man das weiter gewachsene Drüsenfeld, dessen Länge 2.0 mm beträgt, und die sehr veränderte Kopula mit ihrem Flügelfortsatz.

Ich werde zuerst die Veränderung von der Kopula besprechen.

In den früheren Stadien, auf der Fig. 11 z. B., findet man die Kopula noch ziemlich gross und in Gegensatz dazu den Flügelfortsatz über ihr sehr klein; auf der Fig. 12 ist aber das Grössenverhältnis beider total umgekehrt. Der Flügelfortsatz ist sehr stark gewachsen und die Kopula sehr schwach geworden. Die Form des Flügelfortsatzes im Sagittalschnitte ist etwa stumpf hakenförmig zu nennen. Er besitzt eine nach vorn ventral abfallende obere Fläche und bietet der Pars conjunctionis der Zunge eine sehr feste Unterlage an.

Das Drüsenfeld ist verdickt und von den Drüsen voll besetzt, man bemerkt auf dem Bilde, dass sein kaudales Ende sich dem Flügelfortsatz sehr genähert hat. Man kann dies mit anderen Worten auch so ausdrücken, dass die Pars conjunctionis, die zwischen den beiden Teilen liegt, ziemlich kurz geworden ist.

Der Muskel, der von dem vorderen Rande des Flügelfortsatzes entspringt und in der mittleren Höhe des Drüsenfeldes nach vorn verläuft, ist jetzt gut entwickelt; über den Zusammenhang der Fasern dieses Muskels mit denen des M. genioglossus ist nicht bestimmtes zu sagen.

Dieser Muskel wurde schon von GEGENBAUR, KALLIUS und DRÜNER u. a. als M. hyoglossus bezeichnet worden.

Der Muskel wurde an den früheren Stadien auch beobachtet, wo von dem noch kleinen Flügelfortsatz Faserbündel durch die Pars conjunctionis ins Drüsenfeld verläuft. In noch früheren Stadien, in 40, 43 mm langen Larven, wo die Pars conjunctionis der Zunge auch schon glatt gestreckt war, sah ich in gleicher Stelle eine Reihe von Zellenketten liegen, welche noch nicht ganz sicher als Muskelfaser anzusprechen war.

Die auffälligste Erscheinung in dieser

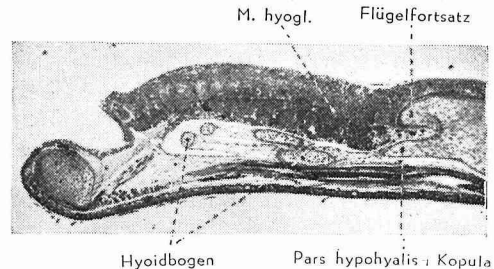


Fig. 12. *Hynobius retardatus*. Larve, 56 mm L.. In Spätmetamorphose. Hyoidbögen in Schnürenform ausgezogen. Starke Reduktion des Körpers von Kopula und starke Entwicklung ihres Flügelfortsatzes. 18×

Fig. 12 ist neben der Formänderung der Kopula das Vorstrecken des Hyoidbogens in Form von den dem *Hynobius* charakteristischen dünnen Knorpelschnüren.

Der die Rolle des Vortrabs des nach vorn rückenden Hyoidbogens spielende bindegewebige Zapfen wurde hier durch die Knorpelschnüre ersetzt; die letztere werden je später desto dünner. Das Hüllgewebe wird ebenfalls verdünnt. Die Knorpelteile werden durch die „mesenterienartige Membranen“ miteinander verbunden.

In diesem Stadium haben die Hyoidbögen mit ihren Partes hypohyales fast den vordersten Teil des Lymphraumes erreicht. In hinterem Teil des Lymphraumes behalten die Hyoidbögen den Kontakt mit dem Boden des Raumes. Vorn ragen sie frei in den Raum vor.

Ich will noch über einigen anderen besonderen Punkten aufmerksam machen.

1) Da der Kopulakörper sehr in seinem Volumen reduziert und die Hyoidbögen, die von der Kopula entspringen, zugleich sehr dünn werden, muss ihr Hüllgewebe als dickes zapfenförmiges Gebilde verschwinden; gleichzeitig mit dies wendet der vergrößerte Flügelfortsatz seinen vorderen Rand ventralwärts. Diese beiden Erscheinungen ziehen als Folge eine starke Volumverkleinerung des hinteren Teiles des Lymphraumes und zugleich damit eine Senkung des gleichen Teiles des Drüsenfeldes zu.

2) Der zweite Punkt betrifft den Bau des Drüsenfeldes. Seine Drüsen werden nun ungefähr in zwei Schichten geteilt; in eine oberflächliche und in eine tiefe.

In der oberflächlichen Schicht sind die Drüsenschläuche relativ schmal, ihre Epithelzellen enthalten nicht alle die Sekretgranula. Dagegen sind dieselben der tiefen Schicht etwas geschlängelt und zeigen unregelmässige, weite Lumina und die Zellen besitzen alle ohne Ausnahmen gut färbbaren Sekretgranula. Dieser Schichtenbau kann man in Querschnitten der Zunge noch besser beobachten. Die Drüsen der oberflächlichen Schicht verlaufen gerade und stehen in regelmässigen Längsreihen.

An dem hinteren Teile des Drüsenfeldes bemerkt man auch, dass die Lage der Einstrahlung des *M. hyoglossus* eben der Grenze dieser beiden Drüsenschichten entspricht. Von dieser Zeit an trifft man in den Schnitten der *Hynobius*zunge die ziemlich starke Schicht einer Muskelplatte zwischen beiden, eben beschriebenen Drüsenschichten. Diese Muskelplatte enthält nur sagittal verlaufende Muskelfaserbündel und entspricht, wie gesagt, dem *M. hyoglossus*, während ein Teil der Fasern des *M. genioglossus* tiefer als diese Muskelplatte liegt und in verschiedenen Richtungen sich zwischen den unregelmässig gelegenen tieferen Drüsenschläuchen verflacht.

#### d) *Die Zunge nach der vollendeten Metamorphose*

Unter dieser Bezeichnung werden diejenige Exemplaren verstanden, die neben der Form von sogenannten vollendeten Umwandlung auch tatsächlich in das wirkliche Landleben übergegangen sind.

Das Tier von Fig. 13 (56 mm L.) hat auch seine Metamorphose vollends beendet. Es wurde Ende Juli bei Mamisunuma-See (1000 m. ü. M.) oben auf dem Berg Soranuma bei Sapporo eingefangen worden. Dort wurde unter den Steinen auf dem Lande unweit von Wasserlinie grosse Anzahl von gleichaltrigen Tieren entdeckt. Ihre Grösse betrug 50 bis 60 mm.

Die äussere Gestalt der Zunge ist ähnlich der des vorigen Stadiums; nur sie ist etwas länglicher (Schema F von Fig. 15) und ist derjenigen der ausgewachsenen Formen fast gleich geworden.

Im Vergleich mit der Fig. 12 neigt der stärker entwickelte, nun Hauptteil der Kopula gewordene Flügelfortsatz noch mehr nach vorn ventral und der ehemalige Kopulahauptteil tritt kaudal zurück. Die Hypohyalia sind dünner und länger geworden.

Das Drüsenfeld misst 3.2 mm und zeigt an seiner Oberfläche einige Unebenheiten. Sein Vorderteil ist wulstig verdickt. Hinter ihm ist die Oberfläche eingesunken, sodass das Drüsenfeld etwas verdünnt ist. Diese vertiefte Stelle entspricht bei dem geschlossenen Kiefern dem Vorsprunge der Vomerzähne, welche als Zeichen der vollendeten Metamorphose des *Hynobius* ihre Endstellung angenommen und sich median zusammengestossen haben.

Die vordere Verdickung der Zunge wird bei Mundschluss oben der Vertiefung des Internasalraumes anpassen. Das kaudalste Ende des Drüsenfeldes erstreckt sich in diesem Stadium ein wenig über die dorsale Fläche des Flügelfortsatzes. Hier ist der Ort, wo früher die Pars conjunctionis mit ihrem drüsenfreien Epithel gelegen war. Bei dem Spätstadium der Entwicklung hat das Drüsenfeld die hintere Grenze seines Drüsenbesatzes kaudalwärts verschoben, sodass jetzt der ihm zunächst gelegene vordere Teil der Pars conjunctionis mit den Drüsen versehen ist. Noch später, nämlich bei ausgewachsenen Tieren wird man das ganze Gebiet der ehemaligen Pars conjunctionis mit Drüsen besetzt finden; sie hat somit endlich ihre Rolle als solche ausgespielt und das Drüsenfeld wird direkt mit dem Flügelfortsatz in sehr fester Weise verbunden.

Dass die oberflächliche Schicht des Drüsenfeldes immer noch eine längsorientierte Linienstruktur besitzt, kann ich auch in der Sagittalseite mit einem Befunde der Verteilung von Sinnesknospen auf ihm beweisen; in dieser Serie trifft man auf jeder gewissen Nummer der Schnitte jedesmal regelmässig die Reihe der zahlreichen Sinnesknospen auf einmal, d. h. in einem einzigen Schnitte. Diese Sinnesknospen sitzen nämlich auf einem und demselben Bindegewebsseptum in schnurgerader Längslinie. Diese Regelmässigkeit der Knospenreihe ist nicht anders als ein Ausdruck der immer noch vorhandenen Linienstruktur der Zungenschleimhaut des *Hynobius*.

Das Drüsenfeld weist nach der Metamorphose sehr zahlreiche Sinnesknospen auf. Sie liegen entweder frei in Oberflächenepithel oder etwas tiefer, in der halben Höhe der umgebenden oberflächlichen Zylinderepithelzellen. Die Knospen bestehen aus Zellen, die nicht oben zusammenfügen wie bei menschlichen Knospen, sondern enden mit breiten, freien Flächen. Sie scheinen keine Härchen zu tragen und mit gut entwickelten Schlussleisten versehen.

Die tiefe Schicht der Zunge besitzt dagegen keine solche Regelmässigkeit, weil die

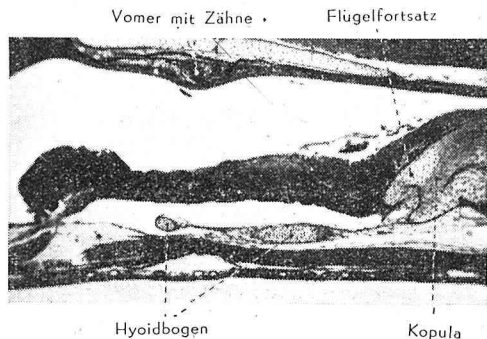


Fig. 13. *Hynobius retardatus*. Larve, 56 mm L.. Völlig verwandeltes Tier. 18×



Bündel des *M. genioglossus* das schiefe Maschenwerk bilden und die Drüsenschläuche sehr weit und unregelmässig sind.

Fig. 14 stellt den medianen Schnitt des Kopfes eines grossen ausgewachsenen Exemplares von *Hynobius retardatus* von 160 mm Länge dar.

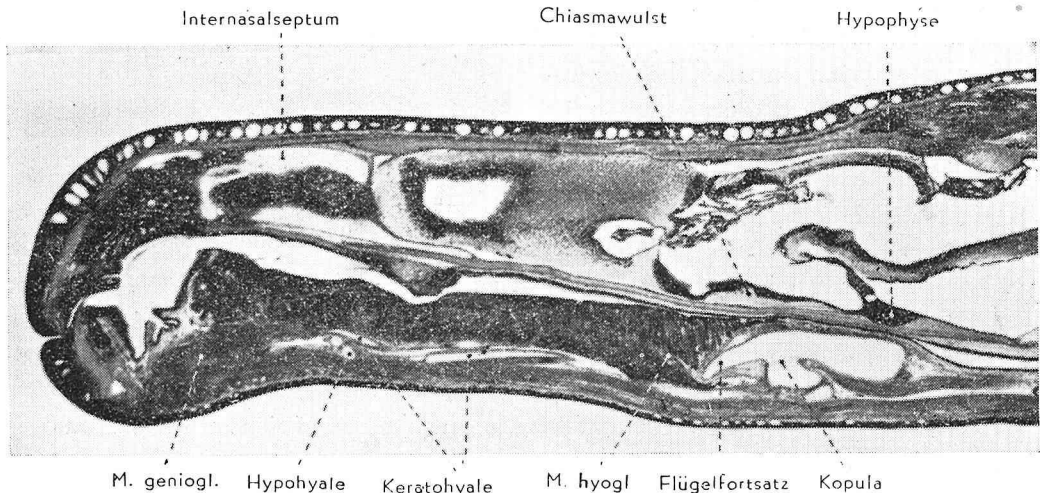


Fig. 14. *Hynobius retardatus*. Adult, 160 mm L. Sagittalschnitt des Kopfes. 11×

In dem Schnitte ist der Knorpel ungefärbt geblieben und sieht ganz hell aus. Die Vergrösserung des Bildes beträgt 11 mal und ist somit mit der 12 mal vergrösserten Textfigur 7 von KALLIUS<sup>1)</sup>, die den Sagittalschnitt der Zunge eines ausgewachsenen Exemplares von *Salamandra maculosa* wiedergibt, sehr gut zu vergleichen.

Man wird sofort auf das ausserordentlich starke Wachstum der Zunge und auf die bedeutende Wanderung der Kopula nach hinten aufmerksam. Das Drüsensfeld misst ca. 7.0 mm.

Diese kaudale Verschiebung des Zungenskelettes beginnt schon früher. Auf dem Stadium von Fig. 1 liegt die Kopula mehr rostraler als das Gehirn, nämlich unter dem Scheidewandknorpel der Nase. Auf der Fig. 13 sieht man sie weiter hinten zurückgezogen; ihr Vorderende steht in gleicher Querebene mit dem hinteren Rande des Planum internasale d. h. dem vorderen Rande der grossen Fenestra basicranialis anterior.

Bei ausgewachsenem Tiere entspricht die Lage der Kopula einer weit mehr kaudal gelegenen Stelle am Oberschädel. Der Kopulacorporus liegt mehr kaudal als das Chiasmawulst des Zwischenhirns.

Freilich ist es auch mir nicht unbewusst, dass man die Lage des Gebildes im Mundboden nicht ohne weiteres mit denjenigen des Oberschädels vergleichen kann. Die Wachstumstendenzen der beiden Teile müssen getrennt berücksichtigt werden. Das Gehirn z. B. wächst auch mit sehr raschem Tempo in die Länge. Die oben angedeutete Stelle im Primordialkranium schien mir aber einen gewissen Anhaltspunkt zu bieten für die vergleichenden Wachstumsstudien.

Die Zunge dieses Tieres zeigt auch einen deutlichen Eindruck für die Gaumenzähne, deren endgültige Stellung hier erreicht ist.



Solche Reliefe an den weichen Schleimhäute werden natürlich nur funktionelle, also vorübergehende bedeuten, welche künstlich fixiert waren.

Dass ich es trotzdem hier erwähne, hat einen Grund darin, dass hier ein Teil des Mechanismus der Sekretabsonderung von dem grossen Drüsenorgan der Zunge zu erblicken ist.

Die Beute im Maul wird zwischen den Gaumenzähnen und der Zunge gepackt und stark gepresst. Den Zungendrüsen gegenüber wird dieser Druck mechanisch die Absonderung ihrer Sekrete bewirken. Am Oberschädel wird der Druck durch den Knorpel der Nasenkapsel und die Zahnreihen der Vomeropalatinknochen aufgefangen, hinten wird das die offene basikraniale Fenster verschliessende Parasphenoid dies tun. Im Mundboden stellen aber die dünne Knorpelschnüre der Hypohyalia von *Hynobius* nicht sehr geeignete Druckfänger dar. Dafür sind nun neue, festere Skeletteile eingetreten. Man sieht auf dem Bilde neben den rundlichen Querschnitten der Hypohyalia gerade liegende Knorpelstreifen.

Dies ist das Keratohyale, der distale Abschnitt des Zungenbeinbogens. Es macht auch seine charakteristische Formänderung bei der Metamorphose; es wird sehr verbreitert und nimmt die Querschnittsform eines Rasiermesserschneides, mit dem scharfen Innen- und dem verdickten Aussenrande.

Dieser Knorpelteil wird entsprechend dem Vorwärtsrücken des Hypohyales gleichfalls rostralwärts vorgeschoben, sodass er später mit seinem zugeschärften medialen Rande seine Lage lateral am Boden des sublingualen Lymphsackes einnimmt.

Auf unserem Bilde liegt der linksseitige Keratohyalknorpel im Schnitte längs getroffen vor. Er war mit seinem dünnen medialen Rande etwas über die Medianebene geraten. Man sieht sofort, dass die Lage dieses Knorpels gerade unterhalb des Eindruckes der Gaumenzähne liegt.

Da das Keratohyale nach der Verwandlung mit dem *M. ceratohyoideus internus* gut unterfüttert ist, kann man schon durch dies allein diesen Knorpel von dem ähnlich aussehenden Hypohyale unterscheiden, an dessen Knorpel kein Muskel in Beziehung tritt.

Die Kopula besitzt auf dem Sagittalschnitte die Form eines eisernen Hammerkopfes, dessen ein Ende zum Nagelausziehen abgeplattet ist.

Das dicke, kaudale Ende verbindet sich mit dem Hypobranchiale II. Der dem Hammergriff entsprechende, abwärts gerichtete Teil stellt den stark reduzierten Corpus der ehemaligen Kopula dar. Hinten ist dieser Kopulateil mit dem Hypobranchiale I. verbunden und vorn ventral mit der Pars hypohyalis des Zungenbeinbogens. Von dem ersteren ist ein kleines Knorpelstück in dem Schnitte zu sehen. Die schmale Verbindungsstelle der letzteren mit der Kopula trifft man am nächsten Schnitte der Serie.

Der Flügelfortsatz der Kopula entspricht im Schnitte dem Teile des Hammerkopfes, der zum Nagelausziehen dient. Den richtigen Begriff über sein körperliches Aussehen bekommt man erst bei der Betrachtung des horizontal liegenden Präparates. Man muss dabei den Vergleich mit einem Hammerkopfe mit demjenigen mit einem T-Lineal vertauschen. Der Flügelfortsatz entspricht dann dem Querschenkel eines solchen Lineals und der gerade Schenkel der Kopula.

Der Fortsatz nimmt die ganze Breite des hinteren Endes der Drüsenzunge ein. Seine

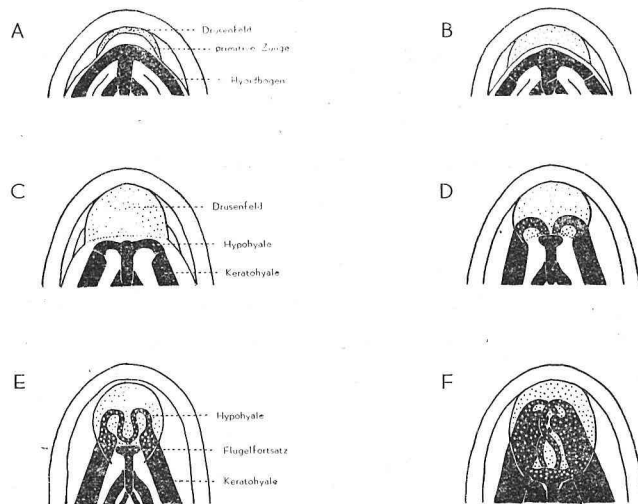


Fig. 15. Entwicklung der Zunge von *Hynobius retardatus* in sechs Stadien. Die Bilder sind nach den aufgetrennten Totalpräparaten angefertigt. Knorpel schwarz, Drüsenfeld punktiert.

- A) Larve von 35 mm L.
- B) Larve von 43 mm L.
- C) Larve von 40 mm L.. Drüsenfeld und primitive Zunge in gleichem Niveau. Der Hyoidbogen bleibt noch im Bereich der primitiven Zunge; sein Hüllgewebe tritt schon von hinten in den Lymphraum hinein.
- D) Larve von 45 mm L.. Die Hypohyalien der Hyoidbögen liegen innerhalb des Lymphraumes.
- E) Larve von 55 mm L.. Beginnende Metamorphose. Hypohyalien sind nach vorn ausgezogen, Keratohyalien liegen auch teilweise im Bereich des Lymphsackes.
- F) Metamorphose vollendet. Hyoidbögen nehmen die definitive Gestalt und Lage ein.

beiden lateralen Enden tragen kleine nach vorn gerichtete Hörner.

Auf unserem Bilde sieht man noch ein kleines Knorpelstückchen auf der dorsalen Fläche des Flügelfortsatzes isoliert aufsitzen. Da der ganze Fortsatz eine Neubildung ist und als lokale Chondrifikation erkannt ist, muss diesem Knorpelstückchen auch gleiche Entstehung zugeschrieben werden.

### Besprechung der Befunde

Im Jahre 1894 hatte GEGENBAUR<sup>12)</sup> einen Artikel „über die Phylogenie der Zunge“ geschrieben; er hat seine Abhandlung mit ontogenetischen Beobachtungen an den Salamandra maculosa und Triton begonnen und dadurch pflegt er seitdem öfters als der erste Bearbeiter in diesem Gebiete angeführt zu werden.

E. KALLIUS<sup>13)</sup>, 1901, hat in seiner Arbeit „Beiträge zur Entwicklung der Zunge“ zum erstenmal die ausgedehnten ontogenetischen Beobachtungen über Amphibien und Reptilien veröffentlicht.

Er gibt darin die Befunde bei *Salamandra* und *Triton* an. Er hat die Entdeckung gemacht, dass bei diesen Tieren; rostral zu ihrer fischähnlichen primitiven Zunge, ein von ihm als Drüsenfeld genannte Abschnitt gebildet wird. Nach ihm wird die definitive Zunge dieser Tiere aus diesen zwei verschiedenen Bestandteilen gebildet. Er bemerkt dabei, dass dieses von ihm neu entdeckte Drüsenfeld der larvalen Zunge von GEGENBAUR nicht gesehen wurde und KALLIUS behauptet, dass der letztere die Drüsen ausschliesslich auf der primitiven Zunge entwickeln liess.

GEGENBAUR hatte seinen Bericht zwar von der ontogenetischen Seite angefangen; er mag auch das KALLIUSsche Drüsenfeld nicht gesehen haben. Es ist aber nicht ganz recht von KALLIUS, wenn er behauptet, dass GEGENBAUR der KALLIUSschen primitiven Zunge allein das Vermögen der Drüsenbildung zuerkannt hätte. GEGENBAUR's Textfigur 2, die den horizontalen Schnitt der Zunge von einer *Triton*larve darstellt und diesen der Verfasser als Beleg für die Drüsenbildung vorführt, stellt ja nicht mehr keinen einfachen Zungenwulst der früheren Larven dar; sondern ist diese Zunge diejenige nach der Vereinigung beider Zungenanteile und die Drüsen stehen alle auf dem Gebiete des früheren Drüsenfeldes.

Über die Vereinigung der beiden Zungenabschnitte, welche KALLIUS Verwachsung nennt, schreibt KALLIUS selbst, dass diese wichtigen Umwandlungsvorgänge im Mundboden leider so schnell verläuft, dass es ihm nicht möglich gewesen war, alle Stadien, die in Betracht kommen, bei derselben Spezies zu demonstrieren, weshalb Bilder von *Salamandra* und *Triton* Verwendung finden sollen.

KALLIUS hatte mit seinem relativ wenigen Material immerhin den Gang des Prozesses von der Verwachsung seines Drüsenfeldes mit der primitiven Zunge bei höheren Salamandriden zum ersten Mal beschrieben.

Ich will nun meine Befunde bei *Hynobius* mit denen von KALLIUS vergleichen, obgleich KALLIUSsche Untersuchungsobjekte etwas weiter entfernt von dem meinigen sind.

#### i) *Das Drüsenfeld*

KALLIUS<sup>4)</sup> fand den ersten Anfang seines Drüsenfeldes bei ca. 50 mm langen Salamandralarve. Ich finde diese Stelle bei 30 mm langen Larve von *Hynobius retardatus*. Hier handelt es sich keinesweges um eine einfache Verdickung des Epithels des betreffenden Ortes, wie KALLIUS angibt. Überdies ist das Epithel hier noch nicht besonders verdickt. Es bleibt noch zweischichtig und nur die Zellen der tiefen Schicht bilden hier bereits eine schöne, dicht gedrängte Zylinderreihe.

Was bei schwächerer Vergrösserung als die Anlage eines Drüsenfeldes sich bemerkbar macht, ist eine stark färbbare Partie der Schleimhaut. Da ist zuerst keine Verdickung des Epithels; es ist eine verdichtete Stelle der Mukosa. Das mesodermale Gewebe der Schleimhaut ist hier ausserordentlich zellenreich geworden und sehr stark vaskularisirt, strotzend mit Blutzellen gefüllt.

Dazu kommen noch Muskelfasern hinzu; die Fasern von *M. genioglossus*, zwar aufangs noch in Anlagen, aber ihre Beziehungen zum Drüsenfelde sind auch in der Anlage unverkennbar.

Bei *Hynobius* kommen also mesodermale Anteile des Drüsenfeldes früher zur Ent-

wicklung, bevor sein entodermaler Anteil zur Differenzierung gelangt. Für diesen mesodermalen Teil, den ich die Basalschicht des Drüsenfeldes genannt habe, hatte KALLIUS keine Beachtung geschenkt.

Diese frühere Differenzierung der Basalschicht des Drüsenfeldes betrachte ich als eine wichtige ontogenetische Tatsache. Dieses dürfte bei allen Urodelenlarven, denen später Zungendrüsen ausbilden, als eine allgemein vorkommende Erscheinung zu erwarten sein.

## ii) *Die Frage der Verwachsung*

Diese Frage ist ohne Zweifel der Kernpunkt in der ganzen Bildungsgeschichte der Zunge bei höheren Urodelen.

KALLIUS<sup>1)</sup> sagt in seiner Zusammenfassung über *Salamandra* und *Triton* wörtlich wie folgt;

„4. Während zunächst die primitive Zunge das Drüsenfeld fast vollständig bedeckt, tritt es in späteren Stadien vor der primitiven Zunge hervor, sodass man es von der dorsalen Ansicht her, ohne die primitive Zunge aufzuheben, überblicken kann.

5. Das Drüsenfeld beginnt nun dorsalwärts ziemlich schnell in die Höhe zu wachsen, und legt sich dabei successive an den vorderen, dadurch immer kürzer werdenden Rand der primitiven Zunge an, mit dem es vollständig verschmilzt, bis es endlich das Niveau jener Zunge erreicht hat. Während dessen vermehren sich die Drüsenanlagen, namentlich auch nach vorn hin. Als Trennungslinie zwischen der primitiven Zunge und jenem emporgehobenen Drüsenfeld bleibt ein deutlicher Zellstrang bestehen, der in den Textfiguren dann als punktierte Linie markiert ist.“ (S. 578).

KALLIUS gesteht, dass ihm nötige Sagittalserien nicht genügend zur Verfügung gestanden sind. Denn hier geben nur Sagittalserien allein die klare Einsicht, wie er sagt und das ich nach meiner Erfahrung auch bejahen muss. KALLIUS gibt nur zwei Bilder von den betreffenden Stadien. Das eine, etwas jüngere von *Triton* und das andre, etwas ältere von *Salamandra*.

Ich will nun meine diesbezügliche Befunde an *Hynobius retardatus* mit denjenigen von *Salamandra* und *Triton* vergleichen.

In Bezug auf die Materialverschaffung war ich in günstigerer Lage als KALLIUS.

*Hynobius retardatus* zeigt in seiner individuellen Entwicklung bei der Metamorphose stellenweise ebenso stürmisches Tempo. Aber das Tier lebt in Hokkaido auf jeder Meereshöhe von der Kulturstufe bis 2000 Meter ü. M., wo beinahe 8 Monate Schnee liegen bleibt. Während es gewöhnlich anfangs April Eier ablegt, laicht es dort erst Ende Juni und überwintert wegen des kurzen Sommers ohne Metamorphose (Prof. Dr. INUKAI<sup>13)</sup> 1932). Ich konnte demzufolge während des Sommers in den höher gelegenen Bergseen von Hokkaido Tiere von jeden ontogenetischen Stadien antreffen.

Auch bei *Hynobius retardatus* werden die beiden Zungenbestandteile miteinander verbunden. Der Modus der Verbindung ist aber ganz anders als bei KALLIUS schen Tieren. Bei *Hynobius* ist der Mundboden unterhalb der Zunge sehr flach. Bei höheren Salamandriden dagegen ist diese Gegend viel dicker, wie man es bei KALLIUS schen Bildern von den Larven und bei GEGENBAUR schen von den ausgewachsenen Tieren zu sehen bekommt.

Ich betrachte hierbei die untere Grenze der Höhe des Mundbodens im *M. geniohyoideus*. Dieser Muskel verläuft in einer geraden horizontalen Linie von dem Unterkiefer nach hinten. Er dient sehr gut als Basislinie.

Bei *Hynobius* entwickelt sich der charakteristische Lymphraum, der seine Lage zwischen dem Drüsenfeld und *M. geniohyoideus* einnimmt und dessen Flächenausdehnung genau derjenigen des Drüsenfeldes entspricht. In der wenigen Dicke des flachen Mundbodens wird dementsprechend noch die Höhe des Lymphraumes enthalten. Der Mundboden von *Hynobius* ist also oberhalb der Basislinie stofflich nur von dem Drüsenfeld allein gebildet.

Hierin unterscheiden sich *Salamandra* und *Triton* sehr bedeutend von *Hynobius*; bei den ersteren befindet sich kein ähnlicher Raum unterhalb des Drüsenfeldes. Auf den sämtlichen Textfiguren von KALLIUS wird nichts derartiges Gebilde wiedergegeben. Der entsprechende Abschnitt besteht durchweg aus hoher Bindegewebsformation, in welcher Fasern des *M. genioglossus* nach hinten divergierend eingezeichnet sind. Das Drüsenfeld von *Salamandra* und *Triton* besitzt also ein sehr hohes sozusagen solides Fundament, welches aus Bindegewebe gebaut ist. *Hynobius* hat dagegen nur einen mit Flüssigkeit erfüllten Kellerraum unter seinem Drüsenfelde.

Um mit der primitiven Zunge in das gleiche Niveau zu gelangen, muss das Drüsenfeld von *Hynobius* einen ganz anderen Weg als *Salamandra* und *Triton* einschlagen.

Denn bei den letzteren Tieren wird das Drüsenfeld, wenn man im KALLIUSschen Sinne folgerichtig ableitet, nur dadurch in die Höhe steigen, indem die Bindegewebsformation seines Fundamentes einfach wächst und seinen Oberbau nach oben emporhebt.

Das Drüsenfeld von *Hynobius* dagegen entbehrt nun seines soliden Fundamentes und es schwebt auf dem mit Flüssigkeit erfüllten Lymphraume. Das Drüsenfeld selbst ist auch tatsächlich nicht besonders dicker geworden, um sich damit etwas höher zu stellen.

Auf den hier beigegebenen schematischen Zeichnungen von Fig. 16, die von den früher gezeigten photographischen Bildern durchgepaust wurden, überblickt man das allmähliche Höhertreten des Drüsenfeldes sehr bequem. Die Figuren sind nach dem Muster von KALLIUSscher schematischer Darstellung (Textfigur 15) entworfen. Aber meine Zeichnungen sind nicht so schematisch gehalten wie dort. Die Vergrößerungen von A bis F betragen alle gleich, man kann es direkt mit einander vergleichen.

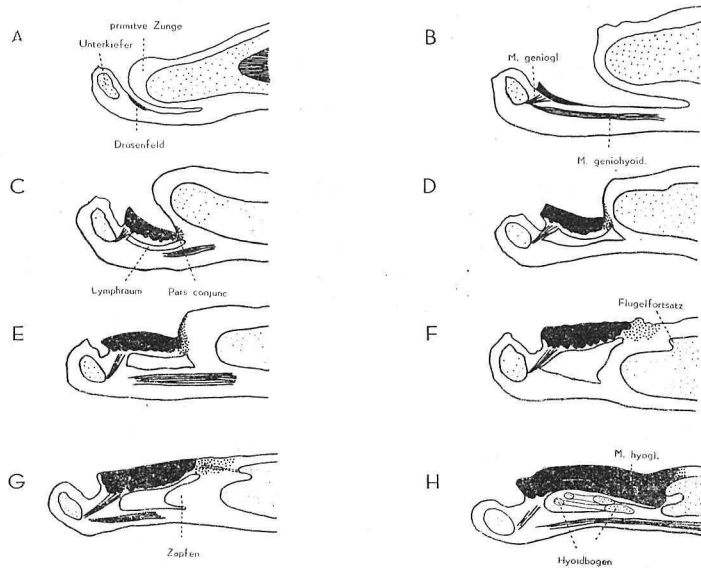
Das Drüsenfeld wird hinten mit Hilfe der Pars conjunctionis an der primitiven Zunge verbunden. Dieser Teil ist auf den schematischen Figuren punktiert dargestellt.

Die Pars conjunctionis besteht anfangs, bei Schema C und D z. B. aus ganz schwachen Gewebzügen, die jedenfalls viel dünner als Drüsenfeld selbst sind. Aber man sieht an ihnen, dass ihre Richtung an der Verbindungsstelle mit der primitiven Zunge deutlich nach oben umgeschlagen und damit eine festere Verankerung bewerkstelligt wird.

Bei Schema E ist die Pars conjunctionis viel kräftiger geworden, obgleich die Höhe der Verankerungsstelle noch nicht nennenswert gestiegen ist.

Bei Schema F dagegen ist eine wichtige Veränderung auf dem Bilde eingetreten.

Das Drüsenfeld hat nämlich mit seiner Pars conjunctionis die vorn-dorsale Ecke der primitiven Zunge erreicht und seine Oberfläche liegt nun in gleichem Niveau mit ihr. Pars conjunctionis legt sich mit ihrer verdichteten Gewebspartie horizontal auf der dor-



**Fig. 16.** Schematische Darstellung der Entwicklung der Zunge von *Hynobius retardatus* in acht verschiedenen Stadien. Das einzelne Stadium entspricht dem photographischen Bilde von Textfiguren, deren Nummer in Klammer angegeben sind.

- A) Auftreten der Anlage des Drüsenfeldes (Fig. 1).
- B) Deutliche Markierung des Drüsenfeldes. Zu dem Felde strahlt der M. genioglossus aus (Fig. 2).
- C) Erstes Auftreten des Lymphraumes. Das Drüsenfeld ist sehr verdickt und verbindet sich hinten mittelst der Pars conjunctionis an der primitiven Zunge (Fig. 7).
- D) Pars conjunctionis steigt an der primitiven Zunge empor und ihr Gewebe schlägt nach oben um (Fig. 8).
- E) Emporsteigen und Umschlagen der Pars conjunctionis werden noch deutlicher (Fig. 9).
- F) Das Drüsenfeld mit seiner Pars conjunctionis hat endlich die obere Fläche der primitiven Zunge erreicht. Auftreten des Flügelfortsatzes (Fig. 10).
- G) Ein starker Zapfen des Hüllgewebes von Hyoidbogen quillt in den Lymphraum hinein. Von der Spitze des Flügelfortsatzes zieht eine Zellkette, die Anlage des M. hyoglossus nach vorn (Fig. 11).
- H) Hyoidbogen liegt nackt in dem Lymphraum. Von dem Flügelfortsatz verläuft der starke M. hyoglossus nach vorn und bildet innerhalb der Zunge eine Muskelplatte. Pars conjunctionis wird sehr kurz (Fig. 12).

salen Fläche der primitiven Zunge fest an, anstatt an der vorderen Fläche derselben nach oben umzuschlagen.

Der Lymphraum hat auch zugleich diesem Emporsteigen seiner Decke entsprechend sich viel voluminöser gestaltet als bis jetzt.

Das entscheidende Moment in der Entwicklung der Hynobiuszunge liegt also zwischen Schema E und F.

Nachdem es vorläufig festgelegt war, dass das entscheidende Moment zwischen Stadium E und F liegt, habe ich mir Mühe gegeben, noch ein Zwischenstadium zwischen

diesen beiden zu erhalten.

Äusserlich waren an beiden Exemplaren, denen die schematischen Figuren E und F zugehören, folgende Merkmale vorhanden:

1. Beide sind Zuchttiere in unserem Laboratorium.
2. E war 38 mm, und F 40 mm lang.
3. Sie besaßen noch je 2.5 mm und 2.0 mm l. Kiemenreste.
4. Ausser der Bemerkung über den Reduktionsstand des Flossensaumes des Ruderschwanzes war sonst nichts in Protokoll vermerkt.

Die Larven mit solchen äusserlichen Marken gehören ja zu den alltäglichsten.

Ich habe an den Larven zuerst das Maul geöffnet und unter dem binokularen Präpariermikroskope diejenigen Exemplaren ausgesucht, bei denen der Höhenstand des Drüsenfeldes ungefähr zwischen E und F zu liegen schien. Von diesen Larven habe ich dann die Sagittalserien des Kopfes angefertigt. Aber schliesslich habe ich unter diesen zahlreichen Serien nicht einzige finden können, bei welcher das innere Verhältnis meinem Wunsche entsprach, d. h. sie waren entweder zu früh oder zu spät zur Fixierung gekommen. Dies wird beweisen, dass gerade dieser Vorgang sehr schnell abspielt.

### iii) *Wachstum des Hyoidbogens*

Mit ausserordentlich raschem Vorgang des Emporhebens des Drüsenfeldes fällt zeitlich nun die charakteristische Veränderung des Zungenskelettes von *Hynobius* zusammen.

Das Hyobranchialskelett von *Hynobius* und anderen verwandten Formen ist entwicklungsgeschichtlich durch eine Reihe von japanischen Forschern studiert worden; TSUSAKI<sup>3)</sup> (1922) *Hynobius nebulosus*, FUKUDA<sup>15)</sup> (1930) *Onychodactylus*, HOTTA<sup>11), 10)</sup> (1935) *Onychodactylus*, (1938) *Hynobius lichenatus*, u. s. w..

Bei diesen Forschern waren natürlich nur die Knorpelskelette ihre Arbeitziele und nach der Gepflogenheit damaliger Zeit wurden aus beliebig gewählten Stadien plastische Rekonstruktionen ausgeführt und die Modelle als solche beschrieben.

Aus ihren Ergebnissen kann man ersehen, dass die Zungenbeinbögen in Anfangsstadium der Metamorphose sich anschicken, ihr charakteristisches Auswachsen nach vorn zu beginnen.

Dies muss ich auch aus meinen eigenen Erfahrungen bestätigen. Während ich mich mit den Weichteilen der Zunge beschäftigte, habe ich die Entwicklung vom Hyobranchialskelett gleichzeitig in Angriff genommen. Meine Auffassung über die Bildungsweise der charakteristischen Knorpelschnüre des Hyoidbogens weicht in einigen nicht unwichtigen Punkten von meinen Vorgängern ab. Ich werde in einer anderen Arbeit über diesen Teil meiner Ergebnisse berichten.

In meinem Befunde bezüglich des Zeitpunktes der Hyoidbogenentwicklung bin ich aber mit den früheren Autoren ganz einig und füge nur hinzu, dass das Moment von Aktivwerden des Hyoidbogens in die Zeit des Emporsteigens des Drüsenfeldes fällt, also in die Zeit von Schema C von Fig. 15 u. Schema F von Fig. 16, wo bei *Hynobius* seine Hyoidbögen nach vorn herauszustrecken beginnen.

An dem mediansagittalen Schnitte, an dem man nur die Kopula zu sehen bekommt,



kann man das Aktivwerden des Hyoidbogens doch durch das Verhalten seines Hüllgewebes erkennen.

Man sieht den ersten Beginn dazu bei Schema F von Fig. 16 und auch beim Lichtbild, Fig. 10. Wie oben beschrieben ist, ist die bis jetzt nach vorn überhängende vordere Wand der primitiven Zunge ihre Neigung umgekehrt. Dies wird durch das Hervorquellen jenes Hüllgewebes des Hyoidbogens rostral von der Kopula verursacht. Dieses Gewebe wird bei dem nächsten Bilde, Schema G weiter nach vorn geschoben, sodass es die hintere Hälfte des Lymphraumes fast vollständig erfüllt hat, weiter lateral wird man den Knorpel des Hyoidbogens selbst, der in dieser Zeit dicker ist als später, treffen.

Wenn die Hyoidbögen sich genügend nach vorn vorgestreckt haben, nehmen ihre beiden Knorpelabschnitte ihre endgültige Gestalt und definitiven Stellung an. Die Hypohyalia werden zu den bekannten, sehr dünnen Knorpelschnüren ausgenzogen und ihre Hüllgewebe werden zugleich auch sehr reduziert. Die Keratohyalia werden breit und abgeplattet, mit messerscharfen inneren Rändern versehen.

Diese beiden Knorpelanteile mit ihrem Hüllgewebe sind anfangs ziemlich dick und infolge des Hineinzwängens dieser Teile in den Lymphraum wird der Raum von hinten erweitert und seine Decke, das Drüsenfeld, wird nach oben gehoben.

Nach dem Strecken und Dünnwerden dieser Knorpelteile wird der Lymphraum wieder niedriger und das Drüsenfeld senkt sich, wie man es an der Fig. 12 sehr deutlich wahrnimmt.

Durch diese Senkung des Drüsenfeldes wäre eigentlich wieder ein Absatz zwischen ihm und der primitiven Zunge zum Vorschein gekommen, wenn die letztere ihr früheres Volumen beibehalten hätte. Die primitive Zunge verliert aber während der Metamorphose sehr stark ihr Volumen, sie schrumpft stark zusammen; die Kopula wird in ihrem vorderen Teil auch sehr bedeutend reduziert; der Flügelfortsatz, der an ihrer Stelle sehr stark sich vergrößert, wird vorn ventral geknickt.

In der Literatur über die Zungenentwicklung scheint das Vorhandensein eines sublingualen Lymphraumes bis jetzt von niemand angegeben worden zu sein.

Bei jungen Anurenlarven finde ich einen ziemlich ausgedehnten Lymphraum unter der Zunge, der aber durch seinen Sitz ventral von dem *M. geniopharyngeus* sich als ein anatomisch ganz anderes Gebilde darstellt; er gehört zu der Kategorie des an dieser Tierordnung weit verbreiteten subkutanen Lymphsacksystems.

Über die Bedeutung des sublingualen Lymphraumes bei *Hynobius* und *Onychodactylus* kann ich nun folgende Punkte hervorheben:

- 1) einmal verschafft der Lymphraum dem Hervorwachsen des Hyoidbogens den nötigen Raum.
- 2) dieser Raum erleichtert das Emporsteigen des Drüsenfeldes von vorn herein, indem das letztere durch ihn von der Unterlage vollständig getrennt ist.
- 3) der Raum dient zur besseren Beweglichkeit der Zunge. Die Zunge von *Hynobius* ist mit sehr gut entwickelter Muskulatur versehen. Die Zunge kann das Tier nicht herausstrecken, aber sie ist sehr stark muskularisiert. DRÜNER schreibt über die besondere Stärke des *M. genioglossus* bei *Hynobius*; dazu möchte ich eine vortreffliche Entwicklung des *M. hyoglossus* bei *Hynobius retardatus* hinzufügen. Dieser Muskel verbindet sich

mit dem Flügelfortsatze; dieser mittels einem sehr starken Bande mit dem kranialen Ende des Muskels von Rectusssystem.

So wird die starke Wirkung des Rectusystems (*M. sternohyoideus* der früheren Autoren) direkt auf die Zunge übertragen. Der sublinguale Lymphraum kann also als eine Art von Schleimbeutel an einem stark beweglichen Gebilde betrachtet werden.

#### iv) *Die Muskularisierung und die Drüsenbildung der Zunge*

GEGENBAUR<sup>12)</sup> hatte in der oben erwähnten Publikation über die Phylogenie der Zunge (1894), seinen Gedanken Ausdruck gegeben, dass die Zunge der Amphibien in der Stammesgeschichte zuerst die Drüsen und dann nachher die Muskeln erhalten habe. Er spricht nur von Muskelfasern, die von hinten in die Zunge gelangen und denen die Drüsen schon lange in der Entwicklung vorausgeeilt sind. Diese zeitliche Verschiedenheit betrachtete GEGENBAUR als Beweis seiner phylogenetischen Folgerung.

Nachdem GEGENBAUR diesen ersten Bericht im Jahre 1894<sup>12)</sup> veröffentlicht hatte, berührte er das gleiche Thema noch einmal in seiner vergleichenden Anatomie (1901)<sup>13)</sup>.

Ich werde seine vergleichend-anatomischen Ausführungen hier wörtlich anführen.

„Den Beginn des Muskulärwerdens zeigen die Perennibranchiaten, wo die Muskeln des Bodens der Mundhöhle zugleich jene der Zunge sind, insofern das mehr durch eine Schleimhautfalte gebildete Zungenrudiment durch sie bewegt wird, und auch einzelne Bündel an die Schleimhaut selbst sich inserieren. Vom *M. geniohyoideus* löst sich aus dessen oberflächlichen Schichtungen ein schwaches Bündel ab und befestigt sich als *M. genioglossus* an jene Schleimhautstrecke (*Siredon*, *Menobranthus*), bedeutender bei *Amphiuma* (J. G. FISCHER). Zu diesen Anfängen kommt bei weiterer Ausbildung als zweiter Muskel der *M. hyoglossus* hinzu, welcher vielleicht gleichfalls vom *Geniohyoideus* seinen Ausgang nimmt, jedenfalls meist bei den *Caducibranchiaten* sich entfaltet.“

KALLIUS beschreibt, nachdem er seine Beobachtung über das Drüsenfeld bei den Salamandrinen geschildert hat, über die Entwicklung der Zunge bei *Siredon pisciformis*, den er als Vertreter der Perennibranchiaten betrachtet.

„Diese Bildungen (d.h. die Anlage des Drüsenfeldes) habe ich der Form und Lage nach sehr schön an einem fast ausgewachsenen Exemplar von *Axolotl* auf einer Querschnittserie beobachten können, Krypten muss man die Vertiefung wohl nennen, da sie ganz niedrig und kaum so tief in die Schleimhaut des Mundbodens eingelassen sind, wie die Dicke des Epithels beträgt; man könnte sie wohl mit den ersten Anlagen von Drüsen vergleichen, da sie bei ihren allerersten Auftreten auch kein Lumen haben. Von dem Gesichtspunkte aus betrachtet, gewinnen diese an sich recht unbedeutenden Bildungen, die sich topographisch ähnlich wie die ersten Anlagen der Drüsen auf dem Drüsenfelde der Urodelenlarven verhalten, doch einiges Interesse. Sie unterscheiden sich von den Bildungen jener Larven dadurch, dass sie sich nicht wie jene weiter ausbreiten und entwickeln, sondern als niedrige Krypten bestehen bleiben, zweitens, dass sie nicht von dem Unterkieferrande durch eine tiefe Falte abgegrenzt sind, und drittens, dass sie mehr leistenartige Epitheleinsenkungen darstellen, nicht so ausgesprochene schlauchförmige Gebilde wie bei *Salamandra*. Trotz alledem wird sich jedem Beobachter der Vergleich mit den Zuständen der Urodelenlarven aufdrängen. Dazu kommt schliesslich noch, ein gewiss

nicht unwichtiger Punkt, das zu den kryptenartigen Formationen auch genau so wie zu dem Drüsenfelde von *Salamandra* etc, Portionen des *Musculus genioglossus* hintreten, die einzelnen Fasern in die Leisten und Papillen jener Gegend einstrahlen lassen.“

Man wird von dieser KALLIUSschen Darstellung ersehen, dass die tatsächlichen Befunde bei *Axolotl* und bei *Hynobius retardatus* ganz übereinstimmen, natürlich nur einen Punkt ausgenommen, dass diese Anlage des Drüsenfeldes bei *Axolotl* zeitlebens nur als solche stehen bleibt.

Nach meinem Dafürhalten kommt hierbei der erste Anstoss von Seite des Mesoderms. Während das Epithel des Drüsenfeldes noch keine Verdickung erfährt und noch zweischichtig bleibt, indem seine oberflächliche Schicht ihren Charakter als Deckschicht noch beibehält und seine tiefe Schicht erst sich in grossen, dicht gedrängten Zylinderzellen umgewandelt ist, wird die darunter gelegene mesodermale Lage schon zu den charakteristischen Gewebsformationen differenziert, die ich oben die Basalschicht des Drüsenfeldes genannt habe.

Der wichtigste Tatbestand dabei ist dies: dass die erste Anlage des *M. genioglossus* schon unmittelbar dieser Gewebspartie sich anschliesst und seine Fasern von Anfang an ein Bestandteil derselben ausmachen.

Wenn nachher die Zylinderzellen der tiefen Epithelschicht sich zu einigen Reihen verdicken, werden gleichzeitig von der Basalschicht die leisten- oder kammförmigen Septen in das Epithelschicht hineingeschickt. Man kann in diesen allerfrühesten Stadien innerhalb dieser Septen nur längliche Kerne, nicht aber Fasern mit sicherer Querstreifung nachweisen. Vergleiche mit den späteren Stadien ergeben doch ohne Zweifel, dass diese regelmässige Struktur ihr Dasein der Anordnung oder gar der Wirkung des *M. genioglossus* verdankt.

Ich glaube, hier wird es die am meisten geeignete Stelle sein, wo die erste Bildung der Zungendrüsen behandelt wird. Die Entwicklung der Drüsen von Urodelenzunge zu besprechen, ohne dabei gleichzeitig oder besser zuvor, wie ich es hier getan habe, das gleiche von dem Muskel berührt zu haben, geht ja einfach nicht zu. Sonst würde der natürliche innige Zusammenhang zwischen Beiden zerrissen sein.

Man bekommt den besten Einblick in diese Strukturen auf einem Horizontalschnitte. Ich bitte die Leser, noch einmal Fig. 3 (S. 180) nachzusehen.

KALLIUS muss auch bei seinem Material von höheren Salamandriden das gleiche Stadium der ersten Drüsenbildung getroffen haben, welches er bei seinem *Axolotl* geschildert hatte, obwohl er darüber nichts genaues angibt. Er schreibt nur (S. 539), „dass in der Epithelverdickung des Drüsenfeldes an allen Stellen Drüsen in die Schleimhaut hineinwachsen. Diese Drüsen sind einfache schlauchförmige Epithelzapfen mit und ohne Lumen. Die mit Lumen versehenen sind die in der Entwicklung vorangehenden.“ Wenn KALLIUS sich mit dieser ziemlich allgemein gehaltenen Beschreibung über die allerersten Stadien der Zungenentwicklung begnügen lässt und weiter nichts darüber hinweist, so muss man sagen, dass ihm eine sehr wichtige Tatsache nicht als solche erkannt gewesen war. Denn ich bin mir überzeugt, dass eine bei *Axolotl* vorkommende Art der ersten Drüsenbildung, welche auch bei *Hynobius* von mir voll und ganz bestätigen lässt, in der ersten Stadien auch bei *Salamandra* und *Triton* in gleicher Weise gesehen

werden muss.

Wie ich beschrieben habe, wird die Epithelverdickung am Drüsenfelde in einer sehr regelmässigen longitudinalen Reihen angeordnet. Natürlich haben diese Reihen der Epithelzellen keine Lumen, wie KALLIUS es auch bei seiner Querschnittserie von *Axolotl* gefunden hat.

Was man, wie auch KALLIUS, am Querschnitte als „lumenlose Krypten“ betrachtet, ist nichts anders als die Querschnitte dieser Epithellamellen. Später werden diese Epithelreihen durch dazu senkrechte quere Verbindungen der Bindegewebssepten in kürzere Blätter zerteilt. Die Epithelzellen ordnen auch von selber in einzelne Schläuche oder in lumenlose Zapfen. Diese Differenzierung des entodermalen Anteils der Zunge wird von der tiefen Zylinderzellenschicht des Epithels geleitet und die oberflächliche Deckschicht bleibt längere Zeit in ihrer einfachen Form erhalten und ihre Natur wird in der ab und zu vorkommenden Bildung von Becherzellen kund gegeben.

Diese Linienstrukturen sind ein charakteristischer Merkmal der *Hynobius*zunge. Das Bild wird schon mit blossem Auge sichtbar. KALLIUS zeigt in seiner Tafelfigur 3 das Oberflächenbild einer erwachsenen Salamandrazunge. Hier nehmen die Linien mehr radiäre Anordnung an.

Über die Entwicklung der von hinten in die Zunge eindringenden Muskeln kann man sich nicht mit so gleichförmiger Bildungsweise rechnen wie bei *M. genioglossus*.

Nach GEGENBAUR werden die Muskelfasern von *M. sternohyoideus* bei den Salamandrinenlarven dadurch von ihren rostralen Insertionen frei, dass die ventralen Verbindungen der Hyoidbögen mit der Kopula bei der Metamorphose losgelöst werden.

Bei *Hynobius* werden Hyoidbögen, genauer ihre Hypohyalia nicht wie bei *Salamandra maculosa* in schwachen vorderen Radien umgewandelt, dagegen in jenen langen Knorpelschnüren ausgezogen. Die von hinter in die Zunge gelangenden Muskelfasern scheinen während der Metamorphose überhaupt nicht frei zu werden.

Für diesen Fasern darf nur ein Muskel des Rectussystems in Betracht gezogen werden.

Er wurde früher *M. sternohyoideus* und bei modernen Autoren *M. rectus hypobranchialis profundus* (DRÜNER) oder *M. rectus cervicis profundus* (EDGEWORTH)<sup>(16)</sup> genannt.

DRÜNER beschreibt den vorderen Ursprung dieses Muskels bei *Hynobius* wie folgt: „Er entspringt von der vorderen blattförmigen Verbreiterung der Kopula (dem Flügelfortsatz), sowohl von der hinteren Kante wie auch von der dorsalen und ventralen Fläche derselben, ferner von den die vordere Kante des Kopulablattes mit der des Hyobranchiale I. verbindenden Bindegewebszügen und von der Seite des Kopulakörpers.“

Meine eigenen Beobachtungen an den ausgewachsenen Exemplaren von *Hynobius retardatus* bestätigen auch diesen DRÜNERSchen Befunde durchaus. Ich möchte nur dazu bemerken, dass diese Bindegewebsformation zwischen Kopula und Hypobranchiale I. in der Medianebene vor der Kopula ein sehr dickes sagittales Band bildet und nach der Reduktion und kaudaler Wanderung der Kopula ganz die Stelle und Funktion derselben ersetzt. Dieses dicke Septum teilt sich auf dem Querschnitte ventral in beiden horizontalen Schenkeln und dadurch werden die beiden Hypobranchialia I. sehr fest mit einander und mit dem Flügelfortsatz der Kopula verbunden. Der vordere Ursprung des *M. rectus profundus*, insofern dies nicht am Knorpel geschieht, wird sämtlich an dieser starken

Bindegewebsformation gebunden. Der Flügelfortsatz und dieses Band werden nach der Metamorphose sehr mächtig, sie bieten aber dem *M. rectus profundus* in jeden Stadien der Entwicklung eine harmonisch wachsende Ursprungsfläche und niemals findet man dabei, dass Teile der Fasern dieses Muskels je freie Enden bekommen und von hinten in die Zunge eindringen.

Man muss bei *Hynobius retardatus* die hinteren Muskelfasern der Zunge nicht als solche von aussen gekommene deuten und diese bei diesem Tiere mächtig entwickelten Muskelfasern als eine Art genuine Zungenmuskeln betrachten, wenn dieser Ausdruck erlaubt wird.

Wir haben bei 50–60 mm langen Larven diesen Muskel als Anlage gesehen. In der Zeit, wo die Zunge flach geworden ist, haben wir eine Zellkette vor dem noch sehr kleinen Flügelfortsatz getroffen, die sich nach der Metamorphose zu den quergestreiften Muskelfaserbündeln entwickeln.

Diese Muskelzüge waren von früheren Autoren mit dem Namen *M. hyoglossus* bezeichnet, deren Beispiel ich in dieser Arbeit immer gefolgt bin.

Nun will ich über die Arbeiten von A. AHANE<sup>5),6)</sup> (1941), (japanisch), der die Entwicklung des Zungenbezirkes bei einheimischen Amphibien studierte, meine Ansicht aussprechen. Er beschäftigte sich in seiner 1. Mitteilung mit dem *Hynobius lichenatus* und in der 2. mit dem *Onychodactylus japonicus*.

AHANE hat sein Material von *Hynobius* in 10 Stadien geordnet und beschrieben.

*Hynobius lichenatus* Boulanger bewohnt nördliche Provinzen von japanischer Hauptinsel und unser *Hynobius retardatus* Dunn, der nur in Hokkaido gefunden wird, war bis vor kurzem oft auch unter diesem Speziesnamen vereinigt gewesen.

Die Befunde von AHANE und von mir stimmen bis zur Zeit kurz vor der Metamorphose gut überein. Mit der Metamorphose gehen AHANE's Darstellungen mit den meinigen sehr auseinander.

Er beobachtete bei seinem Tiere zwar auch das Auftreten des Drüsenfeldes, welches nach ihm aber später rückgängig wird und verschwindet. Nach AHANE's Ansicht nimmt das Drüsenfeld keinen Anteil an der Zungenbildung.

Er benutzte nur Querschnittserien allein für seine ältere Stadien.

Wenn ich aus seinen Querschnittsbildern schliesse, wird das VII. Stadium von AHANE, eine 52 mm lange Larve mit gut erhaltenen Kiemen, ungefähr dem Stadium meiner Textfigur 2 entsprechen, wo das Drüsenfeld gut ausgebildet ist und AHANE konstatierte auch diese Tatsache in seiner Beschreibung.

Nun lässt AHANE sein VIII. Stadium folgen, dessen Beschreibung und Auffassung wenig Vertrauen erweckend ist. Er gibt von seinem VIII. Stadium zwei Querschnittsbilder. Die Larve war 46 mm lang und angeblich kurz vor der Metamorphose. Er sagt von dieser Larve, dass das Drüsenfeld in diesem Stadium völlig verschwunden und das Epithel nur ein- bis zweischichtig geworden ist. Wenn ich von seinen Bildern, die sehr rostral gelegenen Schnitten gehören, ein sagittales Bild ausdenke, wird es ungefähr meiner Textfigur 9 oder 10 entsprechen, wo das Drüsenfeld nicht nur nicht verschwindet, sondern immer weiter entwickelt ist. Nur das Drüsenfeld ist hier mit der primitiven Zunge in gleicher Höhe emporgehoben.

Wo AHANE in seiner Serie sein verlorenes Drüsenfeld vermutet, ist die rostralste Partie des freien Mundhöhlenbodens. Der von dem Schnitte getroffene *M. intermandibularis anterior* beweist die zu weit rostral gelegene Lage des Schnittes ohne weiteres. Der 2. Schnitt von AHANE trifft das rostrale Ende des Drüsenfeldes. Der noch nicht in das letztere eindringende *M. genioglossus*, der noch vorhandene *M. intermandibularis anterior* und die Konfigurationen der Gebilden des Oberschädels erweisen mit Sicherheit, dass das Drüsenfeld, nicht vorn verschwindet, wie AHANE denkt, sondern seine von vorn herein eingenommene Lage beibehält. AHANE betrachtete die Drüsen in seinem VIII. Stadium als Neubildungen, die anstatt des verschwundenen Drüsenfeldes auf der primitiven Zunge gebildet wären.

Ich finde also: die allerwichtigsten Stadien bei der Zungenentwicklung von *Hynobius* waren nicht von AHANE gesehen worden.

Die wichtigsten Stufen, die zwischen seinen VII. und VIII. Stadien liegen, sind AHANE entgangen. Diese kritischen Zwischenstadien verlaufen ausserordentlich schnell. Wenn AHANE, statt der Querschnittserien sagittale Serien, die für unsere Zwecke einzig zweckmässige sind, für seinen beiden Stadien benutzt hätte, wäre ihm die weite Kluft zwischen seinen beiden Stadien aufgefallen und von falscher Folgerung verschont geblieben.

Seine weiteren Schlüsse basieren auf dieses Versehen und erübrigen sich die weiteren Besprechung.

AHANE hat dann in gleichem Jahre noch eine Arbeit über das gleiche Thema bei *Onychodactylus japonicus* veröffentlicht.

Er sagt in dieser Arbeit, dass bei *Onychodactylus* das Drüsenfeld nicht zur Entwicklung gelangt, sodass die Zungendrüsen bei diesem Tiere sich gleich auf der primitiven Zunge anlegen.

Diese negativen Befunde von AHANE sind wiederum nicht gerade glaubwürdig. Die von AHANE benutzten Stadien zeigen noch mehr Lücken als bei seinem *Hynobius*-Material. Ich glaube, bei AHANE's *Onychodactylus*-Serien fehlte gerade das Frühstadium der Drüsenfeldbildung, und zudem noch die kritischen Stadien darauf, wo das Drüsenfeld mit der primitiven Zunge in gleiches Niveau emporgehoben wird.

Da ich mich aber mit dieser Tierspezies gar nicht beschäftigt habe, wird mir weitere Auseinandersetzung reserviert bleiben.

Zum Schluss werde ich noch hinzufügen, dass der bei beiden Tierarten gemeinsam vorhandene Lymphraum mit keiner Silbe von AHANE erwähnt ist. Wenn dieses Gebilde von ihm tatsächlich übersehen worden ist, so ist ihm der Schlüssel für das ganze Problem sicher abhanden gekommen.

A. MIYAO<sup>7)</sup> veröffentlichte eine Arbeit über die Entwicklung der Zunge bei *Onychodactylus japonicus* (1949, japanisch).

Er modellierte die äusseren Formen der Zunge. Die Beschreibungen über die inneren Vorgänge sind dabei sehr einfach und es gilt, was ich bei AHANE's Arbeit gesagt habe.

K. HOSoya<sup>8)</sup> gab einen Bericht, (1932, japanisch) über die Entwicklung des Zungengebietes von *Megalobatrachus maximus*.

Da seine Befunde von diesem interessanten japanischen Riesensalamander ziemlich



entfernt sind von denen unserer Salamandriden, habe ich hier Abstand genommen, über dieses weiter zu besprechen.

### Zusammenfassung

Ich habe die Entwicklung der Zunge, insbesondere deren nähere Vorgänge bei der Metamorphose von *Hynobius retardatus* Dunn studiert und gelangte zu folgenden Ergebnissen.

1) Die Zunge von *Hynobius retardatus* wird zuerst in Form von der primitiven Zunge von *KALLIUS* gebildet und dann kommt das Drüsenfeld von demselben Autor genau in gleichem Orte am Mundhöhlenboden zur Ausbildung, wie *KALLIUS* bei *Salamandra* und *Triton* beschrieben hatte.

2) Die Anlage des Drüsenfeldes erscheint bei *Hynobius retardatus* bei 30 mm 1. Larve. Sie zeigt noch keine Verdickung des Epithels. Was zuerst auftritt, ist die Differenzierung des Mesoderms. Das Bindegewebe der Schleimhaut wird hier ausserordentlich zellreich und stark vaskularisiert. Mit der Anlage von *M. genioglossus* besitzt es sehr engen Zusammenhang. Das Epithel bleibt dabei noch zweischichtig, dessen tiefe Schicht von einer Zylinderzellenreihe gebildet wird.

3) Von dem Gewebe des Mesoderms dringen sagittale Leisten in das nun verdickte Epithel hinein und teilen es in ebenfalls sagittale, parallele Lamellen. Diese einzelne Lamelle ist einfacher Längshaufen von Epithelzellen, welche noch keine weiteren Differenzierungen zur Drüsenbildung zeigen. Was man im Querschnittsbilde dieses Stadiums von lumenlosen Krypten spricht, beruht auf falsche Deutung dieser Struktur. Diese Epithellamellen werden allmählich in kürzeren Teilstücken zerteilt. Durch Wiederholung dieser Prozesse wird endlich die Gestalt von Drüenschläuchen gebildet.

4) Innerhalb dieser schmalen, mesodermalen Scheidewände sind von vornherein die länglichen, sagittal gestellten Zellkernen enthalten, die zu Fasern von *M. genioglossus* zugehören. Quergestreifte Muskelfasern werden aber erst später hier wahrgenommen; zu der Zeit in der früher Metamorphose (38 mm. 1. Larve).

Diese sagittale, parallele Struktur der Zunge wird durch den *M. genioglossus* verursacht und demnach kommt die Muskularisierung von *Hynobius*zunge (und meines *Eractens* überhaupt dieselbe von höheren Urodelen) sehr früh zu Stande, d. h. gleichzeitig mit der Drüsenbildung.

5) Lymphsinus. Bei *Hynobius* kommt ein wenig später als die Bildung des Drüsenfeldes der sublinguale Lymphraum zur Ausbildung, der zwischen dem Drüsenfeld und dem *M. geniohyoideus* seine Lage hat und genau gleiche Flächenausdehnung wie das erstere besitzt. Dieser Raum besteht zeitlebens bei *Hynobius*.

6) *Pars conjunctionis*. Der kaudale Rand des Drüsenfeldes wird mittelst eines eigentümlichen Gewebsabschnittes, den ich *Pars conjunctionis* genannt habe, mit der primitiven Zunge verbunden. Sie ist natürlich drüsenfrei. Die Verbindungsstelle entspricht zuerst dem unteren Rande der primitiven Zunge. Entsprechend dem Emporsteigen des Drüsenfeldes steigt diese Stelle gleichfalls in die Höhe, bis sie den oberen Rand der primitiven Zunge erreicht. Diese Vorgänge pflegen sehr rasch abzuspielen. Das Drüsenfeld, *Pars conjunctionis* und die primitive Zunge stehen jetzt in gleichem Niveau.



7) Die Pars conjunctionis stellt sozusagen eine Epiphyse für das Wachstum des Drüsenfeldes dar. Das Drüsenfeld wächst hauptsächlich nach kaudal in die Länge und die Pars conjunctionis wird von seiner Seite her mit den neuen Drüsen versehen und auch muskularisiert. Bei ausgewachsenen Tieren verliert die Pars conjunctionis endlich ihre besondere Aufgabe und wird dauernd mit den Drüsen besetzt.

8) Während der Endphase dieses Emporsteigens des Drüsenfeldes findet gleichzeitig das charakteristische rostrale Vorstrecken des Hyoidbogens statt. Der in diesem Stadium dicke Knorpel des Hyoidbogens und sein ebenfalls starkes Hüllgewebe treten von hinten in den Raum des Lymphsackes hinein; der Raum wird nach oben erweitert und seine Decke, d. h. das Drüsenfeld somit nach oben gehoben.

9) Die Fasern des M. genioglossus haben regelmässigen, sagittalen Verlauf in der oberflächlichen Schicht der Zunge, während sie in der tiefen Lage unregelmässig netzförmige oder geflochtene Anordnung besitzen. Sie kreuzen sich dabei in der Medianebene. Nach der Metamorphose befindet sich eine gut bestimmbare Muskelplatte in der mittleren Tiefe der Zunge. Das kaudale Ende dieser Muskelbündel setzt sich an der ganzen Breite des Flügelfortsatzes der Kopula an und ihre rostralen Teile sind die Fortsetzung des M. genioglossus. Ich habe den hinteren Teil dieser Muskelplatte der *Hynobius*-Zunge dem M. hyoglossus der Autoren gleichgesetzt. Seine früheste Anlage wird in der Frühmetamorphose als Zellketten in seiner späteren Lage wahrgenommen.

10) M. rectus profundus (M. sternohyoideus) endet vorn an dem Flügelfortsatz der Kopula und an dem Bande zwischen demselben und I. Hypobranchialknorpel, ohne hier einmal frei zu werden. Mit dem M. hyoglossus hat dieser hintere Muskel keinen genetischen Zusammenhang.

(Eingegangen am 21. Nov. 1956)

#### Literatur

- 1) WIEDERSHEIM, R.: Das Kopfskelett der Urodelen. *Morph. Jahrb.* 3 (1877). (Über Ellipsoglossa naevia und nebrosa. 417–425).
- 2) DRÜNER, L.: Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen. *Zool. Jahrb.* 19 (1904). (Über Ellipsoglossa naevia. 665–679).
- 3) TSUZAKI, T.: Zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hyobranchialskelettes von *Hynobius*. *Folia anat. jap.* 1, 1 (1922).
- 4) KALLIUS, E.: Beiträge zur Entwicklung der Zunge. *Anat. Heft.* 16 (1901). (Über die Urodelen. 531–582).
- 5) AHANE, A.: Über die Entwicklung der Zungengegend der in Japan einheimischen Amphibien. 1. Mitteilung. *Hynobius lichenatus* Boulenger. (Japanisch). *Hokuetsu Igk. Z.* 56, 205, 325, 451 (1941).
- 6) AHANE, A.: Über die Entwicklung der Zungengegend bei den in Japan einheimischen Amphibien. 2. Mitteilung. *Onychodactylus japonicus*. (Japanisch). *Kaibogaku Zassi.* 17, 525 (1941).
- 7) MIYAO, A.: Über die Entwicklung der äusseren Form der Zunge. 1. Mitteilung. *Onychodactylus japonicus*. (Japanisch). *Acta Inst. Anat. Niigataensis.* 18, 1 (1949).
- 8) HOSOYA, K.: Über die Entwicklung der Zunge von *Megalobatrachus maximus* (Japanisch). *Kaibogaku Zassi.* 4, 1404, 1483 (1932).
- 9) SASAKI, M.: On a Japanese Salamandra, in Lake Kuttarush, which propagates like the Axolotl. *College of Agr. Hokkaido.* XV, 1 (1924).
- 10) HORTA, T.: Über die Entwicklung des Hyobranchialskelettes von *Hynobius lichenatus* BOULENGER. (Japanisch). *Acta Inst. Anat. Niigataensis.* 9, 1 (1937).

- 11) HOTTA, T.: Über die Entwicklung des Hyobranchialskelettes von *Onychodactylus japonicus*. (Japanisch.) *Acta Inst. Anat. Niigataensis*, 5, 1 (1935).
- 12) GEGENBAUR, C.: Zur Phylogenese der Zunge. *Morph. Jahrb.* XXI, 1 (1894).
- 13) INUKAI, T.: Urodelenarten aus Nordjapan mit besonderer Berücksichtigung der Morphologie des Schädels. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI*, 1, 191 (1932).
- 14) GEGENBAUR, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere. 2, 2 (1901).
- 15) FUKUDA, Y.: Die Veränderungen des Hyobranchialskelettes von *Onychodactylus japonicus* bei der Metamorphose. *Folia Anat. jap.* 9, 47 (1930).
- 16) EDGEWORTH, F.H.: On the larval Hyobranchial skeleton and Musculature of *Cryptobranchus*, *Menopoma*, and *Ellipsoglossa*. *J. Anat.* 57, 97 (1923).

### On the Development of the Tongue of *Hynobius retardatus* Dunn

The author investigated the development of the tongue of *Hynobius retardatus* Dunn, and obtained the following results:

1) As observed by KALLIUS in *Salamanra maculosa*, the main part of *Hynobius*' tongue first appeared as a so-called "glandular area" in the bottom of the oral cavity. Rather than being the thickening of the epithelium itself, it is the differentiation of mesoderm under the epithelium which is closely related to the Anlage of *M. genioglossus*.

2) From the tissue of mesoderm, vertical ledges invaded into the epithelium and divided it into many vertical parallel laminae. Each lamina is a group of cells, which did not show any differentiation at first, but later grew to tubular glands.

3) Each narrow vertical ledge contained longish nuclei which were identified as fibres of *M. genioglossus*. Therefore, it is evident that the muscularisation of the tongue occurred very early, or even prior to the development of the glands.

4) A little after the development of glandular area, a lymphatic space appeared in the dorsal side of *M. geniohyoideus*. This space lasts for a long period of time and exists even in adults. And invariably has the same width as that of the glandular area.

5) The caudal end of the glandular area was joined to the primary tongue firstly with a weak bridge which I call "Pars conjunctionis". As this bridge became stronger, it reached the top of the primary tongue, so the glandular area and the primary tongue were on the same level.

6) Simultaneously, the hyoid arch extended forward. From another point of view, it may be said that the hyoid arch invaded from caudal into the lymphatic space and pushed the glandular area up with its cartilage and surrounding tissue.